Diversité des Auchénorhynques Cicadomorphes Formes, couleurs et comportements (Diversité structurelle ou taxonomique Diversité particulière aux Cicadidés)

M. BOULARD

Résumé:

Les Insectes sont les champions de la diversité biologique. Parmi eux, le Super-Ordre des Rhynchotes (encore appelés Hémiptères) présente une diversité très remarquable, qu'il s'agisse des formes, des couleurs ou des comportements. Pour rester dans un cadre éditorial convenable, il a été convenu de ne s'intéresser qu'aux seuls Auchenorhyncha ou Cicadariae, lesquels suffisent amplement à démontrer la potentialité de la biodiversité dans ses effets les plus variés. Après un rappel concis des grandes lignes de la diversité structurelle différenciant les types d'Auchenorhynques, on s'arrête d'avantage sur les Cicadomorphes, puis on examine plus précisément la famille des Cicadidés. Celle-ci, sans doute parce qu'elle est aujourd'hui la mieux connue du groupe, apporte maints exemples de la diversité du vivant, quelque plan que l'on choisisse et notamment: morphologique (formes et couleurs, anatomie génitale), physiologique (biologie intime de la procréation), éthologique (mécanismes simples ou sophistiqués de productions sonores, comportements larvaires et imaginaux parfois inattendus, impensables, ou encore énigmatiques, mais en tout cas normalisés).

Abstract:

Insects are the champions of the biologic diversity. Among them the Superorder of Rhynchota (still called Hemiptera) presents a very remarkable variety, that it is about forms, about colours and about behavior. To stay in a suitable editorial frame, it was been advisable to be interested only in Auchenorhyncha or Cicadariae, who are enough amply to demonstrate the potentiality of the biodiversity under his most varied aspects. After a concise reminder of the main lines of the structural variety differentiating the Auchenorhyncha's types, one arrests a little more on the Cicadomorpha, then one examines deeply the family of Cicadidae. This one, doubtless because it is today the best known for the group, brings many examples of the biologic diversity, however plan one chooses and notably: morphological (forms and colours, genital anatomy), physiological (intimate biology of the reproduction), ethological (simple or sophisticated mechanisms of sounds productions, larval and imaginal behaviors sometimes unexpected, unthinkable, or still enigmatic, but at least normalized).

Denisia 04,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 176 (2002), 171-214

Sommaire

1	**Introduction**	**173**
2	**Diversité et Systématique rhynchotale. Place des Auchenorhyncha**	**173**
3	**Diversité des Cicadomorphes**	**175**
3.1	Cicadoidea	**175**
3.1.1	Cicadidae	**175**
3.1.2	Tettigarctidae	**177**
3.2	Cercopoidea	**177**
3.3	Membracoidea	**178**
3.3.1	Cicadellidae	**179**
3.3.2	Melizoderidae	**183**
3.3.3	Membracidae	**183**
3.3.4	Aetalionidae	**192**
4	**Diversité orientative, exceptionnelle ou énigmatique chez les Cicadidés**	**192**
4.1	Formes et couleurs: diversité morphologique	**192**
4.1.1	Conformations générales	**192**
4.1.2	Topographie alaire	**193**
4.2.	Diversité volatrice	**196**
4.3	L'appareil émetteur et récepteur de sons: diversité fondamentale et diversité secondaire	**196**
4.3.1	Diversité fondamentale: l'organe cymbalique et le nom de sa production sonore	**196**
4.3.2	Diversités secondaires liées à l'organe cymbalique: expressions externes de la spéciation	**197**
4.3.2.1.	Forme et topographie des cymbales	**197**
4.3.2.2.	Mâles acymbaliques	**197**
4.3.2.3.	Abscence, présence et diversité des cymbacalyptes	**197**
4.3.2.4.	Abscence, présence et diversité des opercules	**198**
4.3.2.5.	Palettes sternales tympano-protectrices	**198**
4.3.2.6.	Modifications tégumentaires en relation avec l'acoustique	**198**
4.4	Preferenda topologiques: diversité écologique	**199**
4.5	Postures de cymbalisation, spécificité sonore, comportements précopulatoires: diversité éthologique imaginale	**202**
4.5.1	Habitudes du plus grand nombre	**202**
4.5.2	Structure plurielle des cymbalisations	**202**
4.5.3	Place de l'activité sonore dans le nycthémère	**202**
4.5.4	Cas exceptionnels, ou énigmatiques	**203**
4.6	Les Mécanismes sonores parallèles, ou de substitution, et appareils stridulants de certaines Cigales: diversité atavique	**203**
4.6.1	Cigales à dispositifs anatomiques potentiellement stridulants	**204**
4.6.2	Les Cicadidés bruiteurs	**204**
4.6.2.1	Percussions homélytro-abdominales	**204**
4.6.2.2	Les Cicadidés tambourineurs	**205**
4.6.3	Remarques sur les très diverses Cigales acymbaliques africaines et leur supposée phylogenèse	**205**
4.7	Particularités génitales, organites phalliques accessoires, vraie et fausse spermathèques; comportement de ponte: diversités inattendues, impensables, ou énigmatiques	**206**
4.8	Emergence et métamorphose. Tours pré-imaginales et puits artificiels: diversités surprenantes de l'éthologie larvaire cicadéenne	**206**
4.8.1	Édifices larvaires éventuels	**206**
4.8.2	Puits artificiels	**208**
5	**Conclusion**	**209**
6	**Zusammenfassung**	**209**
7	**Références (Auteurs cités hormis les descripteurs de taxons)**	**209**

1 Introduction

Les Insectes composent une classe zoologique d'une diversité probablement sans égale. Regroupant une multitude d'animaux spectaculairement, mais mystérieusement articulés, ils font partie de ces Arthropodes montés six pattes, ou Hexapodes, fort généralement de petites tailles, difficiles à observer et par suite encore assez peu connus. Néanmoins, cette classe, à l'examen minutieux, se révèle receler un monde infini d'étranges merveilles colorées qui ont fasciné et fascinent les hommes proches de la nature.

Les peintres miniaturistes furent parmi les premiers séduits par la magie des formes et des couleurs développées par les Insectes. Certains, comme Maria Sybilla MERIAN (1705), RÖSEL von ROSENHOF (1746/1761) ou, près de nous, Bernard DURIN (1980) et Chikabo KUMADA (1989/1996), se sont passionnés non seulement pour la profusion des modèles entomiques, mais aussi pour les manières de vivre, fort diverses, de ceux-ci. Ils furent imités par une kyrielle de photographes qui apportèrent et continuent d'apporter un nombre incommensurable d'images, reflétant les forces vives, apparemment sans limite, de la diversité chez les Insectes. Tous ont ainsi magnifié un monde à l'opposé du nôtre par bien des aspects, faisant connaître tout à la fois de simples quidams et des beautés séduisantes ou étonnantes, les uns et les autres pouvant montrer des comportements souvent inattendus, ou pour le moins surprenants: "*Il ne se trouve nulle part autant de merveilleux, et de merveilleux vrai, que dans l'histoire des Insectes*" (RÉAUMUR 1740).

Dans la trentaine d'Ordres, reflets des grandes lignes évolutives de la classe des Insectes, et échelons supérieurs de l'"**entomodiversité**", certains rassemblent des groupes ou des familles qui, alliant des morphologies foncières ou divergentes, à des livrées maussades ou éclatantes, offrent de premiers exemples frappants de la **biodiversité** animalière. Et c'est l'un d'eux, celui des **Rhynchotes** ou **Rhynchota**[1], qui est mis à contribution pour tenter de démontrer au travers d'un seul groupe d'entre eux, celui des **Auchénorhynques** ou **Auchenorhyncha**[2], la fécondité distinctive de l'Insecte, s'agissant des divers plans constructeurs et bionomiques suivis par le vivant chez les Arthropodes.

Tout d'abord, nous dirons ce qui différencie les Rhynchotes des autres taxons entomiques de même hauteur, en rappelant la base structurelle à partir de laquelle ils se sont si prodigieusement diversifiés, puis nous soulignerons les caractères-clés des différentes lignées composantes, pour finir par examiner celle des **Cicadomorphes**, en insistant plus longuement sur la famille la mieux connue, celle des Cicadidae.

2 Diversité et Systématique rhynchotale. Place des Auchenorhyncha

Les **Rhynchotes** réunissent des Insectes tétraptères (pourvus de 4 ailes) qui se nourrissent d'aliments liquides (sang, sève) ponctionnés grâce à un rostre buccal (*rhynchos*, en grec) piqueur-suceur dont les pièces mandibulaires et maxillaires, transformés en stylets vulnérants, sont maintenues dans une gaine segmentée essentiellement labiale formant une sorte de trompe rigide communément appelée "bec" ou "rostre", **caractère majeur qui les oppose à tous les autres Insectes.** C'est un Ordre tellement disparate que sa phylogénie interne, incontestablement plurielle, n'est pas encore établie de manière satisfaisante (cf. METCALF 1951, CAMPBELL et al. 1995, SORENSEN et al. 1995, entre autres). Personnellement dans ces pages, je m'en tiendrai à la clé dichotomique qui permet, dans le cadre d'une "synthèse" au titre d'"Auchenorhyncha", de concrétiser les grandes lignes de leur diversité taxonomique et qui, commodément, conduit à les répartir tout d'abord en deux sous-Ordres: celui des Hétéroptères, vulgairement appelés punaises, et celui des Homoptères, eux-mêmes subdivisés en deux infra-Ordres, les Auchenorhyncha et les Sternorhyncha.

---

(1) **Rhynchota**, seul terme convenant parfaitement à cet Ordre des Insectes piqueurs-suçeurs, dits aussi Hemipteroidea, ou encore du vieux terme historiquement prioritaire, mais trop souvent antilogique d'**Hemiptera**.

(2) **Auchenorhyncha**, terme scientifique que l'on doit écrire avec un seul **r**, comme voulu par les créateurs du terme (cf. AMYOT & AUDINET-SERVILLE 1843, DUMERIL 1860, METCALF 1962/63, RIBAUT 1932, SCHEDL 1973, DUFFELS & VAN DER LAAN 1985, BOULARD 1988a, GOGALA 1999, entre autres).

Les **Hétéroptères** (ou Hémiptères sensu stricto) ont la tête prognathe (projetée vers l'avant), exposant une gorge sclérifiée. Suivant leurs représentants, ce sont des suceurs de sang ou de sucs végétaux. Leurs ailes supérieures, disposées à plat au-dessus des ailes postérieures puis de l'abdomen, se recouvrent très largement l'une l'autre et présentent une texture hétérogènes: coriacée dans une importante partie proximale, membraneuse ensuite (hémélytres).

Tous les autres Rhynchotes ont la tête opisthognathe (rostre infléchi à la fois vers le bas et vers l'arrière, masquant la gorge) et tous sont chylotrophes, se nourrissant exclusivement de sève et autres sucs végétaux.

Chez les **Auchenorhyncha**, encore appelés **Cicadariae**[3] le rostre prolonge normalement la tête, alors qu'il semble émaner du sternum chez les **Sternorhyncha**. Dans ces deux taxons, les ailes ont une texture plutôt homogène et sont très généralement portées en toit au dessus de l'abdomen (position dite stégoptère), sans se recouvrir, les supérieures étant par ailleurs nettement plus longues et plus ou moins durcies (homélytres, ou tegmina).

Les **Auchenorhyncha** sont particulièrement intéressants pour notre propos, car ils comprennent des groupes extraordinairement variés, tant par leurs façons d'être que de se comporter. La forme Cigale et la forme Fulgore en sont les prototypes. La première se trouve déclinée chez les Cicadomorphes ou **Cicadomorpha**, la seconde chez les Fulgoromorphes, ou **Fulgoromorpha**.

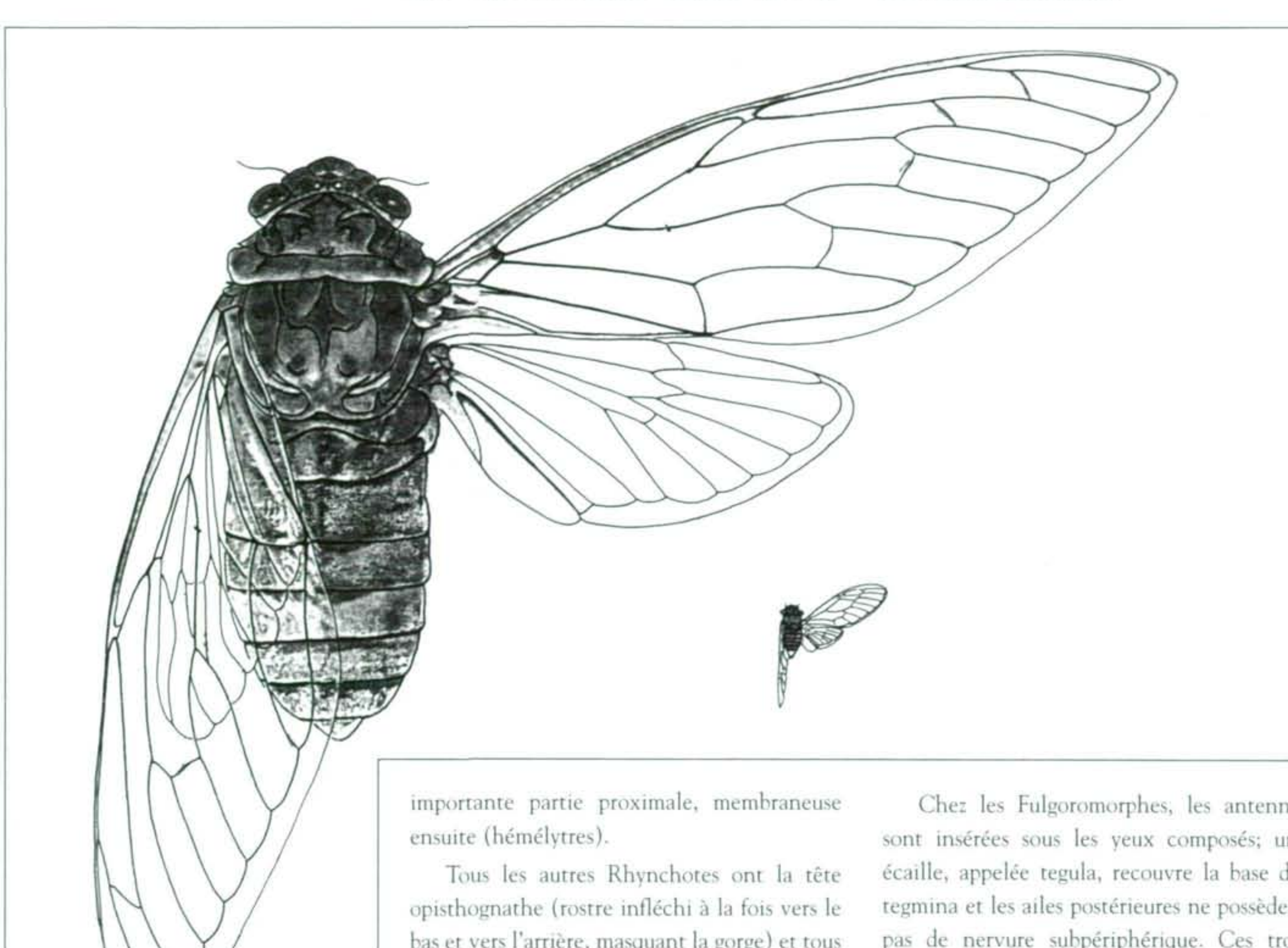


Fig. 1: Le Géant et le Pygmée. Photographie à la même échelle des Cigales *Pomponia imperatoria* (WESTWOOD, MALAISIE), à gauche, et de *Panka parvulina* BLRD (CÔTE D'IVOIRE), à droite (Dessin original M. B. et Hélène Leruyet).

Chez les Fulgoromorphes, les antennes sont insérées sous les yeux composés; une écaille, appelée tegula, recouvre la base des tegmina et les ailes postérieures ne possèdent pas de nervure subpériphérique. Ces trois caractères les opposent à l'ensemble des Cicadomorphes qui n'ont pas de tegula, mais qui présentent aux ailes postérieures une nervure subpériphérique délimitant une frange membraneuse appelée limbus, tandis que leurs antennes sont insérées sous des arcades antennaires, sises entre chaque œil composé et le postclypéus, pièce triangulaire et convexe occupant le milieu de la tête. Dans les deux groupes, géants et pygmées se côtoient, mais c'est chez les Cicadomorphes que l'on observe les plus grandes oppositions dans la taille, ce

(3) **Cicadariae**: terme que l'on doit à LATREILLE 1802 pour des raisons prioritaire autant que de phylogenèse et d'homogénéité nomenclaturale (cf. BOULARD 1988a).

que l'on peut illustrer en plaçant côte à côte des mâles de *Pomponia imperatoria* (WESTWOOD) et de *Panka parvulina* BOULARD, lesquels ont respectivement 110 mm et 14 mm de long, pour 222 mm et 24 mm d'envergure (fig. 1).

3 Diversité des Cicadomorphes

Les Cicadomorphes sont répartis en trois Superfamilles, aux noms de Cicadoidea, Cercopoidea et Membracoidea, les deux dernières réunissant des Insectes sauteurs, au moins à l'état adulte, par le jeu d'un mécanisme singulier, thoraco-coxal, qui leur est propre.

3.1 Cicadoidea

Les **Cicadoidea**, ou vraies Cigales, se distinguent par les deux particularités morpho-anatomiques suivantes:

- Existence, en plus des deux grands yeux composés de multiples facettes, de **trois ocelles** (ou yeux simples) disposés en triangle sur le sommet du crâne (pour la plupart, les représentants des autres Superfamilles n'ont que deux ocelles);
- Chez les femelles, l'appareil de ponte, ou ovipositeur, est une **tarière lancéolée** doublement **serratulée** (l'ovipositeur a la forme d'un sabre dans les superfamilles voisines). Les Cicadoidea ne comptent que deux familles, celles-ci très inégales en nombre d'espèces ainsi que par leurs répartitions géographiques respectives: les Cicadidae et les Tettigarctidae.

3.1.1 Cicadidae

Les **Cicadidae** (fig. 1 à 7 et 43 à 59), multigénériques et multispécifiques (plus de 4000 formes), à tête large le plus souvent et avec l'espace œil-ocelle nettement supérieur au diamètre des ocelles, ont un pronotum (partie dorsale du premier segment thoracique) court, ne masquant pas le mésonotum (partie dorsale du deuxième segment thoracique), son aire externe (parfois appelée "collerette", à tort) valant rarement plus du quart de celle de son aire interne. Aux homélytres, la cellule et la membrane costales sont: ou bien inexistantes ou bien présentes ensembles. Les mâles possèdent un appareil musical original, sans équivalent, voué au rapprochement des sexes et sur lequel nous aurons à revenir (cf. page 15). Famille de répartition quasi mondiale, hormis les larges calottes froides du Globe.

Les Cicadidés ont une **vie imaginale** (ou adulte) **aérienne** très brève (un mois, au plus), **bruyante** (pour la plupart), qui s'oppose à une extraordinaire **vie larvaire souterraine fort longue** – mais en cela très variable[4] –, silencieuse et besogneuse, les larves ayant à s'ouvrir







Fig. 2: *Cicada orni* L., Larve mature et proche de sortir de terre pour la métamorphose. France

Fig. 3: *Tibicina garricola* BOULARD, mâle s'alimentant sur ciste; France.

Fig. 4: *Ayuthia spectabile* DISTANT, grande espèce lichénomorphe de l'Asie du Sud-Est.

(4) **Très variable** non seulement avec les espèces (jusqu'à 13 et 17 ans pour les *Magicicada tredecim* et *M. septendecim*, cf. RILEY 1885, ALEXANDER et MOORE 1962), mais aussi suivant les conditions de nutrition rencontrées par les larves sous terre (par exemple, chez *Cicada orni* L., une même ponte peut ainsi conduire à des sorties d'imagos échelonnées sur 2 à 6 ans, cf. BOULARD 1995, p. 25).







Fig. 5: *Raiateana oulietea* BOULARD, l'étonnante et unique Cigale de la Polynésie française.

Fig. 6: *Queseda gigas* (OLIVIER), grande Cigale neotropicale, ici en phase terminale de la metamorphose.

Fig. 7: *Carineta diardi* (GUERIN-MENEVILLE), l'une des rares Cigales néotropicales diversement colorées. Minas Gerais, Brésil.

de difficiles chemins sous terre pour trouver leur nourriture, la sève des racines. Larves et adultes quelque peu se ressemblent, mais évoluant dans des milieux différents et les premières disposant d'organes accessoires qui leur sont propres (pattes fouisseuses, pattes-béquilles, soies-fiches clypéales, soies dorsales spatio-sensorielles), les **Cigales** sont des Insectes **hémimétaboles**, subissant une métamorphose pour devenir adultes, laquelle annihile les attributs larvaires et développe les caractères imaginaux. Entre les deux écophases dominantes de leur cycle, imaginale et larvaire donc, elles accomplissent leur phase embryonnaire en **endophytes**: au cœur de tiges, de branchettes ou dans l'écorce des arbres, enfin là où les Cigales femelles auront inséré leurs œufs. (cf. Réaumur 1740, Fabre 1897, Myers 1928, Beamer 1928, Kato 1932, 1956, Boulard 1965a->2001).

3.1.2 Tettigarctidae

Les **Tettigarctidae** (fig. 8), monogénériques et seulement bi-spécifiques, se reconnaissent d'emblée à leur vaste pronotum hypertrophié en un bouclier masquant le mésonotum. En outre, elles ont une tête très étroite aux yeux et ocelles globuleux (Cigales à tête de Papillon) avec un espace œil-ocelle inférieur au diamètre des ocelles. Aux homélytres, la cellule costale est longue et large, mais la membrane costale est quasi inexistante. Les mâles ne possèdent que des éléments peu marqués d'un appareil acoustique non fonctionnel. Famille confinée au Sud-Est australien et à la Tasmanie.

Si la biologie des Tettigarctidés est, dans ses grandes lignes, conforme à celles des Cicadidés, elle reste encore mal connue dans ses détails. D'après John W. Evans (1941) et Max S. Moulds (1990), ce sont des Rhynchotes de moyenne altitude (200/1800m) plus ou moins grégaires à l'état imaginal, aux mœurs crépusculaires, voire même nocturnes et en tout cas très discrètes (non bruyantes). Cette éthologie, et certaines spécialisations corporelles ou acquisitions fonctionnelles (présence, à l'extrémité des pattes, d'un empodium tarsal porteur d'organites sensoriels possibles détecteurs de vibrations (Moulds, op. cit., Claridge, Morgan & Moulds 1999), inclinent à penser que cette famille recèle des espèces qui, à l'état imaginal, ont opté plus particulièrement pour une vie dans l'obscurité, perdant l'usage de la cymbalisation, communication sonore aérienne à distance et recours typiquement cicadéen s'agissant de la pérennité des espèces. Dans cette hypothèse, l'appareil acoustique des Tettigactidae serait vestigial et non rudimentaire.



Fig. 8: *Tettigarcta tomentosa* (White), espèce type des étranges Tettigarctidae australo-tasmaniennes.

3.2 Cercopoidea

Les **Cercopoidea** (fig. 9 et 10), ou **Cercopes**, qui ont un corps trapu, des ailes antérieures presque toujours coriacées (homélytres ou tegmina), se singularisent par des tibias postérieurs cylindriques, munis, sur le côté externe d'un ou deux ergots (épines non articulées sur leur insertion) et, à l'apex, d'une demie couronne de très forts crampons plus développés que chez les super-familles voisines. De taille moyenne inférieure à petite, les Cercopes excèdent rarement les 2 cm en longueur pour 1 cm en largeur. Il s'agit d'un groupe plutôt homogène dans ses formes, hormis la petite famille des Machaerotidés, dont quelques espèces possèdent une étrange épine scutellaire. Les livrées ont souvent des



Fig. 9: *Ptyelus grossus*, morphe grossus, Cercopes grégaires en métamorphose.

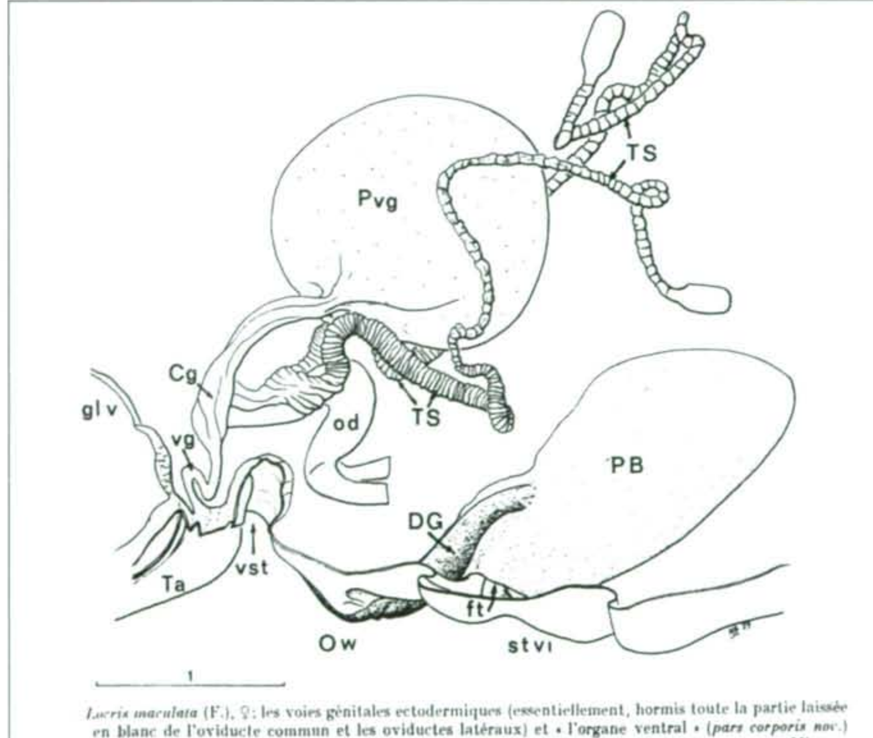
Fig. 10: *Hemitriecphora dubosquei* LALLEMAND, Cercope aux couleurs avertissantes.

couleurs éclatantes et contrastées, opposant e rouge et le noir (*Cercopis* européens), le jaune et le bistre (*Hemitriecphora dubosquei* LALLEMAND), le jaune et le noir (*Locris maculata* (FABRICIUS). Leurs mœurs sont grégaires ou solitaires, suivant les espèces. Les femelles pondent dans les tiges encore tendres de plantes diverses (ponte endophyte). Ce sont tous des hémimétaboles, possédant des **larves non sauteuses**, lesquelles stationnent et se développent dans des abris bulleux et dégoulinant[5] (populairement dits "écume printanière", "bave de grenouille", "crachat de coucou"), qu'elles confectionnent à l'aide de sécrétions mucoprotéiques et d'un appareil aérifère et spumifère abdominal de forme tubulaire et typiquement larvaire (cf. PESSON 1955). Ce tube permet aux espèces se développant sur les plantes néo-tropicales du genre *Heliconia*, de séjourner, immergées, dans les bractées remplies d'eau pluviale des inflorescences (D. FISH 1977). D'autres larves, notamment du groupe des Machaerotidés, s'abritent dans des cylindres calcareux et toujours humides qu'elles fabriquent elles-mêmes, à l'aide de sécrétions carbonatées émises par des glandes anales particulières.



La diversité, dans cette Superfamille, se manifeste encore ailleurs et d'une manière fort singulière pour des Cicadomorphes, puisque faisant entrer en jeu des relations phéromonales. Chez les *Locris*, un genre africano-malgache, les femelles disposent d'un appareil à phéromone(s) comprenant un organe producteur et un système évacuateur. Mâles et femelles possèdent en outre des antennes au pédicelle gonflé par le développement de plusieurs sortes de sensillies (cf. BOULARD & BOULARD 1977 et ici fig. 11). Cet appareil reste actuellement sans équivalent.

Les Cercopes se rencontrent dans les strates herbacées et arboricoles. Ils ont une distribution quasi mondiale, exception faite des calottes glacées du Globe.



Locris maculata (F.), ♀: les voies génitales ectodermiques (essentiellement, hormis toute la partie laissée en blanc de l'oviducte commun et les oviductes latéraux) et « l'organe ventral » (*pars corporis nov.*) vus de profil droit et montrant l'indépendance anatomique totale entre les deux systèmes. Mise en évidence également des « tubes séminaux », *pars corporis nov.*, propres aux v.g.e. de ces Cercopides (voir note infrapaginale**). Cg = carrefour génital; DG = double-gouttière; ft = formation tubulaire émanant du sixième sternite; glv = glande vermiforme (non totalement figurée); od = oviducte commun; ow = ovivalvula; PB = *bulla* ou poche blanche; Pvg = poche dorso-vaginale ou *pera spermadelens*; st = sternite; Ta = base de la tarière; TS = tubes séminaux; vg = vagin; vst = vestibulum. Échelle en millimètres.

Fig. 11: Voies génitales ectodermiques et organe locrisien, supposé phérormonal, chez *Locris maculata* (F.), Cercopidae Locrisinae. (Extrait de BOULARD & BOULARD 1979).

3.3 Membracoidea

Les **Membracoidea**, dont la taxonomie et la nomenclature fondamentales ont été récemment révisées par DEITZ & DIETRICH (1993), est une Superfamille nombreuse que la diversité conduit à répartir en quatre familles principales totalisant une bonne trentaine de sous-familles bien caractérisées. Les taxons les plus remarquables pour notre propos sont les **Cicadellidae** (avec, notamment, les

(5) **Dégoulinant**: le matériau fondamental de l'abri est une urine mucoprotéinique souvent très abondante au point que lorsque les larves sont grégaires, des gouttes de ce liquide tombent en pluie, mouillant le sol.

Cicadellinae, les Hylicinae, les Hecalinae et les Ledrinae), les **Melizoderidae**, les **Aetalionidae** (comprenant les Aetalioninae et les Biturritiinae) et les **Membracidae** (incluant 12 sous-familles, dont les Membracinae, les Endoiastinae, les Centrotinae, les Oxyrhachinae, les Heteronotinae, les Darninae et les Smiliinae nous retiendront plus particulièrement, la plupart comprenant chacune diverses tribus).

3.3.1 Cicadellidae

Les **Cicadellidés** (fig. 12 à 19) ou Cicadelles ont un corps élancé, généralement de petite taille (rarement plus de 15 mm en longueur), aux ailes antérieures le plus souvent faiblement sclérifiées, mais toujours colorées – notamment dans le domaine néotropical –, possèdent des tibias postérieurs prismatiques dont les arrêtes sont garnies

Fig. 12: Habitus cicadellien «standard» de *Poecilocarda nigrinervis* (STÅL), Cicadellinae africaine.

Fig. 13: *Evacanthus interruptus* (L.) comme exemple de dimorphisme sexuel chez les Cicadelles: le mâle, à gauche est macroptère (ses ailes sont entièrement développées), la femelle, à droite, est brachyptère (ses ailes sont réduites de moitié). Espèce subalpine.



d'épines; ces épines sont articulées sur leur base et dirigées vers l'arrière, tandis qu'existe aussi une demie couronne de crampons apicaux, mais plus faibles que chez les Cercopes. Un bon exemple de l'habitus cicadellien est ici fourni par *Poecilocarda nigrinervis* (STÅL), (fig. 12).

Diverses particularités morphologiques existent chez les Cicadelles, à commencer par un dimorphisme sexuel exprimé surtout au niveau des ailes, les femelles, comme chez *Evacanthus interruptus* L., pouvant être brachy-, voire microptères (fig. 13). La fantaisie morphologique peut caractériser des tribus entières, principalement au niveau de l'avant-corps que peut prolonger une corne céphalique aux formes variées, corne simple pour *Rhaphirhinus phosphoreus* (L.), (Proconiini, Cicadellinae),

Fig. 14: *Wolfella caternaulti* SPINOLA, Cicadelle Hylicinae caractérisée par sa corne médio-céphalique en hameçon barbulé. Afrique centrale



Fig. 15: La Cicadelle-guêpe, *Lissoscarta vespiformis* (F.), dans l'attitude vespiforme qu'elle prend quand elle est inquiétée. Domaine guyano-amazonien.







Fig. 16: Cicadelle à raquettes en description. Surprennante espèce amazonienne pourvue de tibia antérieurs considérablement élargis.

Fig. 17: *Raphirhinus fasciatus*, morphe fasciatus, femelle expulsant une goutelette d'urine. Amazonie.

Fig. 18: Jeune *Ledra aurita* (L.) au stade pré-imaginal et comme exemple de la diversité morphologique prononcée entre l'état imaginal (voir la photographie suivante Fig. 19) et l'état juvénile chez des Auchénorhynques simplement paurométaboles.

(fig. 17), cornes en hameçons lisses ou barbulés pour les *Wolfella: W. krameri* BLRD, *W. caternaultii* SPINOLA (Hylicini, Hylicinae; fig. 14 et 15), ou bien encore en forme de pelle, comme en porte *Listrophora evansi* BLRD (Listrophorini, Hecalinae). Certaines, comme *Lissoscarta vespiformis* (L.) ont livrée et allure de guêpes et sont d'extraordinaires mimes ayant abandonné certains paramètres éthologiques propres à leur lignée (cf. BOULARD 1978b et sous presse; ici, fig. 16). Mais la diversité corporelle peut s'exercer bien ailleurs, témoins cette extraordinaire "Cicadelle à raquettes", surprenante espèce amazonienne pourvue de tibias antérieurs considérablement élargis et aplatis (fig. 18).

Auchénorhynques paurométaboles, grégaires ou solitaires, les Cicadelles ont des **juvéniles sauteurs** vivant avec et comme les adultes dans les mêmes milieux, où certaines, parfois accompagnées par des Fourmis, ont un rôle de trophobiontes. Leur ponte est endophyte. Un petit nombre d'espèces, solitaires ou plus ou moins grégaires, ont mauvaise réputation en agriculture, car elles peuvent véhiculer des germes pathogènes aux plantes, pendant que d'autres s'avèrent capables d'envahir des continents, témoin *Homalodisca coagulata* (SAY 1832)[6], espèce américaine de la tribu des Proniini qui vient de parvenir en Polynésie française, de toute évidence via la Californie où elle transmet une bactérie pernicieuse aux vignes. Les Ledrinae ou Lédrinés, furent longtemps considérés comme une famille (Lédridés ou Scaridés). Le type, *Ledra aurita* (L.) (fig. 20 et 20'ou C), qui porte en France le nom vernaculaire de "Grand Diable", a une taille relativement forte et robuste (15 mm de longueur en moyenne). Outre leur taille, ces grosses Cicadelles se reconnaissent à leur tête lamellaire (aplatie dorso-ventralement), leur pronotum court, mais pourvu dorso-latéralement de deux sortes d'auricules, et par leurs tibias postérieurs dont l'arête externe est foliacée et denticulée. Ce sont des paurométaboles solitaires, parfois grégaires, et qui privilégient la vie arboricole, bien que nombre d'espèces colonisent également la strate herbacée. Les femelles possèdent une forte tarière en sabre et insinuent leurs œufs jusqu'au cœur des branchettes. Les jeunes, **non sauteurs**, sont très aplatis dorso-ventralement et élargis. Leur distribution est mondiale, hormis les calottes glacées du Globe.



Fig. 19: Adulte de *Ledra aurita* (L.); femelle en ponte.

(6) ***Homalodisca coagulata***: Cette Cicadelle, arrivée en Océanie apparemment sans aucun de ses parasites naturels, se multiplie dans des proportions telles qu'elle devient un indésirable très nuisible, notamment aux arbres fruitiers et ornementaux ; ses populations trop nombreuses et aux mictions fort fréquentes, transforment ceux-ci en "arbres pleureurs, tout en entraînant une forte baisse de leurs productions. À Tahiti, où elle a été détectée pour la première fois en mars 1999 (Yves Séchan, Institut Malardé, Paea, com. pers.), l'appellation imagée de "mouche pisseuse" est donnée à cette Cicadelle.

3.3.2 Melizoderidae

Il s'agit d'une très petite famille ne comportant que huit espèces inégalement réparties en deux genres: *Melizoderes* SPINOLA et *Llanquihuea* LINNAVUORI & DELONG, ce dernier monospécifique. Leur pronotum a une forme subconique et inclinée plus ou moins fortement vers l'avant, tandis qu'il laisse le scutellum et le reste du corps entièrement dégagés. Deux fentes parapsidales, très en avant, caractérisent le mésonotum, pendant qu'aux homélytres, les nervures R, M et Cu divergent d'un seul point, ou de deux points très rapprochés. Les espèces connues sont rares, uniquement néotropicales, et on ne sait rien de leur biologie.

3.3.3 Membracidae

Leur pléthorique diversité morphologique oblige à répartir Les **Membracidés** (fig. 21 à 40), encore appelés Membraces, en quatre Familles et douze sous-familles suivant la conformation du pronotum et la topographie de la nervuration des ailes. C'est une famille qui s'est particulièrement diversifiée en Amérique tropicale (FUNKHOUSER 1951, WOOD 1993), l'Afrique ne comprenant que deux sous-familles (CAPENER 1962, 1968), pendant que l'Asie et l'Australie ne possèdent chacune qu'un petit nombre de représentants (EVANS 1966).

Les Membracidés se présentent comme des Cicadelles à tête le plus souvent orthogonale (perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps), parfois bicornue, mais toujours curieusement coiffée d'un pronotum plus ou moins exubérant (cf. BOULARD 1973b et 1999b, p. 145).

Fig. 20: Dimorphisme sexuel chez *Kallicrates bellicornis* CAPENER/BOULARD, ici, c'est la femelle (á droite) qui porte les cornes.





Fig. 21: *Gargara genistae* FABRICIUS, femelle entreprise par deux «Petits Diables» mâles. Europe.(Centrotinae Gargarini)

Les premiers exemples furent fournis par les Centrotinae *Gargara genistae* (F.) et *Centrotus cornutus* (L.), vernaculairement nommés "Petit-Diable" et "Demi-Diable" en France. Chez le plus grand nombre, exotique, c'est une grande partie du corps qui est ainsi recouverte et souvent rehaussée d'apophyses cuticulaires hypertéliques, mais propres à chacune des espèces; les modèles à ce propos ne manque pas, qu'il s'agisse d'*Oxyrhachis* (cf. CAPENER 1962; BOULARD 1979, Oxyrhachinae), de *Monocentrus* (cf. BOULARD 1971a, c, CAPENER 1972, Centrotinae), de *Membracis* (cf. STRUMPEL 1972, Membracinae), ou bien encore d'*Heteronotus* (cf. BOULARD 1980b, Heteronotinae). Parfois, on note quelques différences entre les sexes comme chez l'africain *Kallikrates bellicornis* CAPENER 1968?, BOULARD 1968,





Fig. 22: *Cymbomorpha amazona* STÅL. Domaine guyano-amazonien. (Darninae Cymbomorphini)

Fig. 23: *Oxyrhachis pandata* DISTANT, femelle et ses nouveau-nés. Centrafrique. (Oxyrhachinae Oxyrhachini)

Centrotinae (fig. B), ou chez les guyano-amazoniens *Umbonia crassicornis* (Amyot et Audinet-Serville, Membracinae) et *Stegaspis fronditia* (L., Stegaspisinae), piégeant les taxonomistes[7]. Chez quelques-uns, le pronotum est devenu une carapace englobante évoquant celle des tortues et qui oblige à un repliement des ailes tout à fait exceptionnel: les Smiliinae du genre *Tragopa* et particulièrement *T. auriculata* (OLIVIER) sont les seuls Insectes connus pour replier leurs **ailes antérieures transversalement** et cela trois fois (cf. BOULARD 1977 et fig. 41). S'agissant des couleurs, si la gamme

(7) **Piégeant les taxonomistes**, qui ont nommé les sexes différemment: *Umbonia orozimbo* FAIRMAIRE 1846, et *Cicada frondita* LINNÉ 1758 pour les femelles, *Umbonia crassicornis* AMYOT et AUDINET-SERVILLE 1843, et *Stegaspis laevipennis* FAIRM. 1846 pour les mâles.



Fig. 24: *Cyphonia clavata* (FABRICIUS). Domaine guyano-amazonien. (Smiliinae Cyphoniini).



Fig. 25: *Stegaspis fronditia* (L.), mâle a droite et femelle hétéromorphes. (Stegaspisinae Stegaspisini).



Fig. 26: *Enchophyllum lanceolatum* (FABRICIUS). Domaine guyano-amazonien. (Membracinae Membracini)



Fig. 27: *Tropidolomia auriculata* (OLIVIER), Membracidé aux ailes antérieures pliantes. (Smiliinae Tragopini)



Fig. 28: *Tropidolomia auriculata* (OLIVIER) (Smiliinae Tragopini), espèce grégaire vivant en harmonie commensale avec les Fourmis Dinoponerines. Amazonie.







Fig. 29: *Membracis contornata* SAKAKIBARA. Domaine guyano-amazonien. (Membracinae Membracini).

Fig. 30: *Membracis lunata* FABRICIUS. Domaine guyano-amazonien. (Membracinae Membracini).

Fig. 31: *Phyllotropis fasciata* (FABRICIUS). Domaine guyano-amazonien. (Membracinae Membracini).







Fig. 32: *Heteronotus* (*H.*) *fuscoflavus* BOULARD. Domaine guyano-amazonien. (Heterotinae Heterotini).

Fig. 33: *Heteronotus* (*E.*) *delineatus* (WALKER), ♂. Domaine guyano-amazonien. (Heterotinae Heterotini).

Fig. 34: *Bocydium globulare* (FABRICIUS). Domaine guyano-amazonien. (Stegaspisinae Stegaspisini).







Fig. 35: *Oeda inflata* (FABRICIUS). Domaine guyano-amazonien. (Centrotinae Oedini).

Fig. 36: *Cladonota apicalis* (STÅL), espèce solitaire de Colombie. (Membracinae Hypsophorini).

Fig. 37: *Erechtia sanginolenta* FAIRMAIRE, espèce grégaire. Domaine guyano-amazonien. (Membracinae Membracini







Fig. 38: *Cyphonia fuscata* BUCKTON, espèce solitaire du Para (Bresil). (Smiliinae Cyphoniini).

Fig. 39: *Umbonia pyramidalis* FAIRMAIRE, femelle et sa ponte. (Hoplophorioninae Platicotini).

Fig. 40: *Gerridius fowleri* (HAVILAND-BRADLEY), femelle sur sa ponte, d' où éclosent deux juvéniles. (Aetalionidae Biturritiinae).

des bruns, en camaieu ou non, concerne un bon nombre de Membracidés, le vert, souvent mêlé de bistre (*Monocentrus fuscoviridis* BLRD, Centrotinae), et le jaune orangé (*Cymbomorpha amazona* STÅL, Darninae, fig. 22) sont également très répandus, tandis que le rouge, tel que revêtu par *Erechtia sanguinolenta* FAIRMAIRE (Membracinae), est plutôt rare (fig. 37).

Extravagants, très diversifiés donc au niveau pronotal, les Membracidés sont des mini-montres de la Nature fort intéressants du point de vue évolutif. Ils ont permis, entre autres, de vérifier et de préciser, à l'aide d'un genre d'animaux actuels, la **loi des Hypertélies** découverte au début du XXe siècle, à l'étude des Mammifères fossiles, notamment les Titanothères (cf. OSBORN 1929). Chez les *Hamma* (Centrotinae d'Afrique centrale), plus le pronotum est développé, plus l'espèce est grande, une croissance allométrique positive s'établissant graduellement d'une manière parfaite en six espèces: du minuscule *Hamma simplex* BLRD, au pronotum simple, à l'*Hamma fabulosum* BLRD, géant du genre portant un "méga-pronotum" tricorne et multispiculé (cf. BOULARD 1973b, 1999 et fig. 42). Autre question évolutive, toute différente de la précédente, la **mutilation pronotale**: chez les *Anchistrotus*, de la sous-famille amazonienne des Heteronotinae, les individus se trouvent affublés d'un pronotum si encombrant, presque dystélique pourrait-on dire, qu'ils sont au bord de la disparition... Ce qu'actuellement encore, ils évitent en perdant, suivant un processus naturel, cet étrange excès d'eux-même (cf. BOULARD 1983b). La diversité pronotale s'exprimant ainsi apporte une preuve nouvelle et actuelle d'orthogenèse: l'évolution engagée dans une voie (ici hypertélique), peut continuer jusqu'à entraîner, tôt ou tard, la perte d'une lignée.

Quoi qu'il en soit, les Membracidés supportent très bien leur extravagance, leur puissance procréatrice (fécondité des femelles) est tout aussi remaquable que leur pouvoir d'adaptation; la meilleure preuve que l'on puisse fournir à ce sujet est celle se rapportant à *Stictocephala bisonia* KOPP & YONKE (Smiliinae), une espèce nord-américaine au pronotum relativement fort et qui investit l'Europe depuis 1912 (cf. BOULARD 1979a, entre autres).

Sur les ailes anterieures pliantes des Membracides Tragopiens
(Membracidae Smiliinae)

Figures 1 à 3 : Chez Tropidolomia auriculata (Olivier, 1790). **1** = Femelle vue de profil, la carapace pronotale éclatée pour montrer le pliage des ailes antérieures au repos; **2** = Les ailes antérieures trois fois repliées, telles qu'elles apparaissent in situ et vues de dessus, après pronotumectomie; **3** = Ailes antérieure droite dépliée et vue par sa face interne, seule face ayant conservé la trace des nervures dans la plage costo-cubitale coriacée.

Figures 4 et 5 : Mise en évidence de la relation existant entre le développement du pronotum tendant à englober tout le corps, l'installation et l'accentuation des plicatures, ainsi que les modifications topographiques subies par les ailes antérieures dans les cas extrêmes présentés par les Membracidae Tragopinae. **4** = Horiola picta (Coquebert, 1801), **4a** = Vue d'ensemble, le pronotum est allongé chez cette espèce; **4 b** = L'aile antérieure gauche isolée et étalée : seule, la plicature BVH se reconnait, juste amorcée. **5** : Cheyloidia intermedia Tode, 1966; **5 a** = Vue d'ensemble, le corps est ramassé et le pronotum globuleux; **5 b** = L'aile antérieure gauche isolée et étalée: le système du repliement alaire est complet et au maximum de son efficacité.

Explication des lettres : a1, a5 = première et ultime cellules apicales; BVB' = triangle délimité par la «double plicatire en coin», B venant sur B' au pliage; C = costa; cCu = cellule cubitale; cor = partie costo-radiale coriacée du pseudélytre; Cu1 = nervure cubitale; V = coin de la double plicature; VH, VB = composantes antérieure et postérieure de cette double plicature; XY = plicature simple subapicale; Lm = limbus; md = cellule médiaire pseudo-discoïdale; M = nervure médiane; R = nervure radiale; rd = cellule médiaire radio-discale; s = pli ou suture clavale; ts = triangle spiculosensitif BVH repliable sur HVB' (cf. planche suivante, fig. 6 et 7).

(Fig. 1, dessin original de Gilbert HODEBERT ; fig. 2 à 5, dans : M. BOULARD, 1977a)

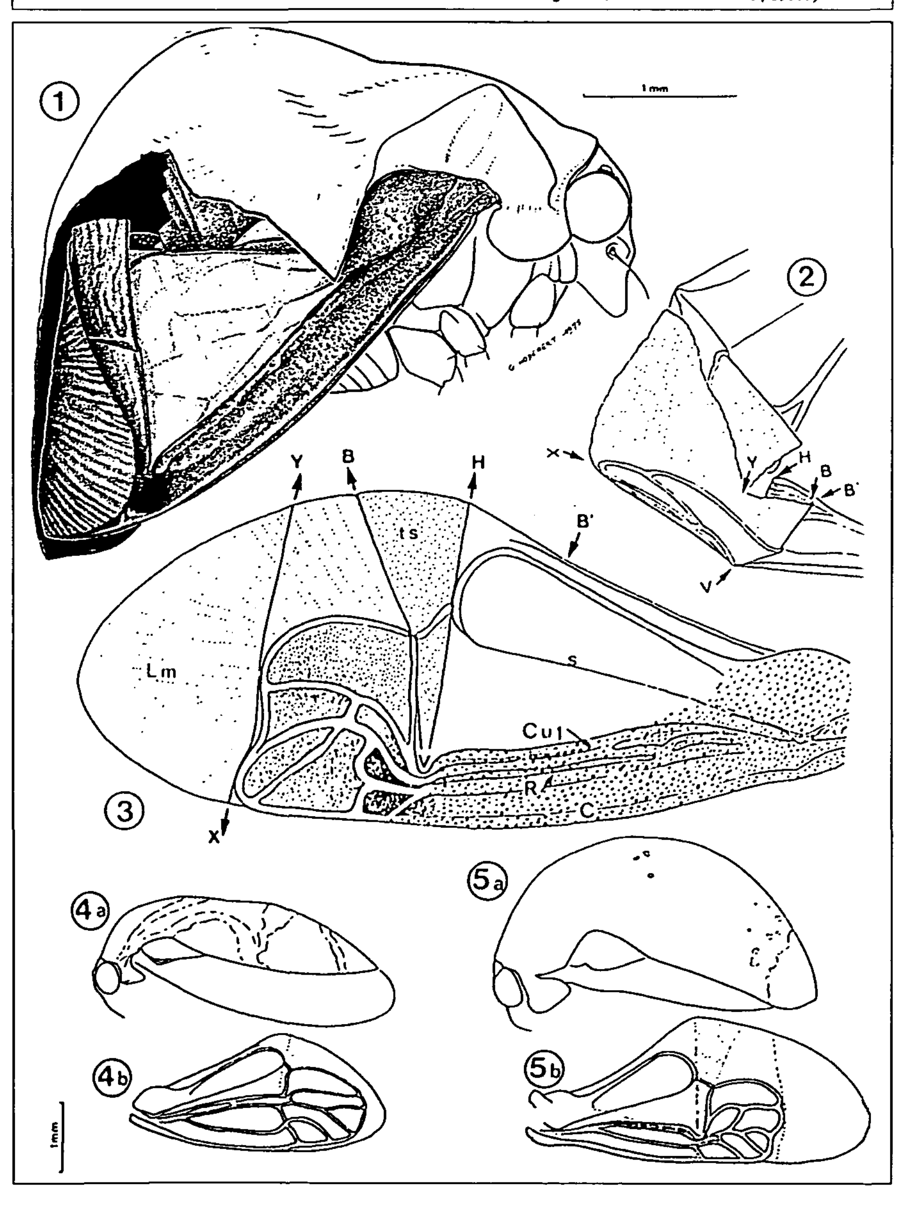
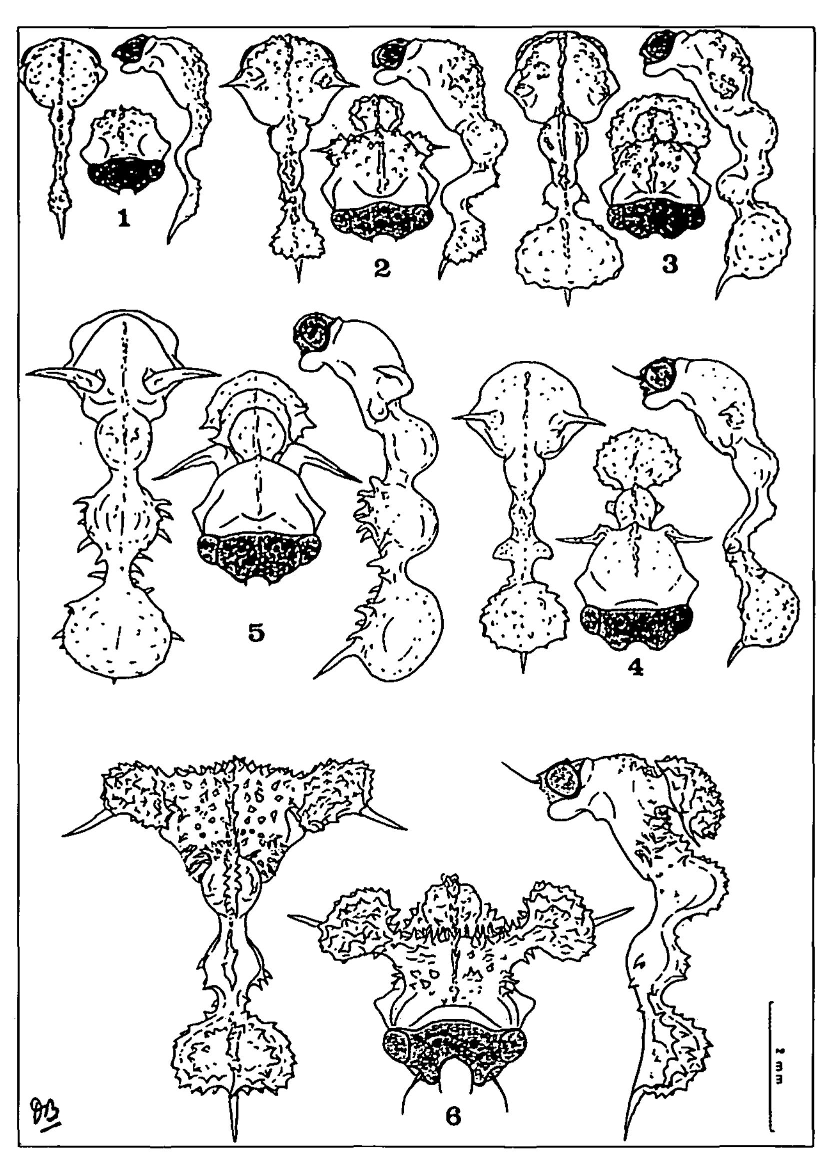


Fig. 41: Sur les ailes antérieures pliantes des Membracidés Tragopiens, seuls Insectes pliant au repos, transversalement et plusieurs fois, leurs ailes antérieures (Document extrait de BOULARD 1977).

Fig. 42: Membracidés actuels du genre *Hamma* vérifiant la loi des hypertélies, établie naguère chez les Mammifères Titanothères fossiles (H.F. Osborn 1929): 1 = *Hamma pygmaeum* Capener; 2 = *H. nodosum* Buckton; 3 = *H. brevicornis* Boulard; 4) *H. heimi* Blrd; 5) *H. rectum* Vignon; 6) = *H. fabulosum* Blrd. (Extrait de Boulard 1973).

Également paurométaboles, les Membracidés n'ont, à dire vrai, ni juvéniles ni larves, mais plutôt des larvoïdes, organismes post-embryonnaires à mi-chemin entre les deux, tant les différences morphologiques avec les imagos sont grandes. Fréquemment grégaires, jusqu'à former des colonies populeuses composées tout à la fois de larvoïdes (ceux-ci non sauteurs) et d'imagos (à détente vigoureuse),



les Membracidés sont alors des trophobiontes régulièrement assistés par des Fourmis d'espèces diverses, toutes friandes du miellat qu'ils pissotent (voir la fig. 28). Ponte souvent endophyte, ou bien juste insérée dans les premières couches des rameaux ligneux ou tendres de leur plante nourricière, les œufs pouvant alors, suivant les espèces, être recouverts d'une cire laineuse ou laquée.

3.3.4 Aetalionidae

Les Aetalionidés (ou Aethalionidés), proches parents des précédents, ont un pronotum un peu plus développé que chez les Cicadelles, mais qui laisse le scutellum à découvert, lequel, à son tour, peut devenir hypertélique, tandis que la tête peut être doublement cornue. Pour la plupart, ce sont des auchénorhynques paurométaboles vivant en colonies populeuses assistées par les Fourmis; il en est spectaculairement ainsi dans les genres *Aetalion* (Aetalioninae) et *Bitturitia* (Biturritiinae). Un petit nombre toutefois, tel *Tropidaspis cornuta* Haviland-Brindley, vit plus en solitaire. Les femelles insèrent leurs œufs dans des scarifications qu'elles pratiquent elles-mêmes, mais qu'elles laissent largement ouvertes, ou bien elles les disposent dans des oothèques cireuses en forme d'épaisses galettes tout juste insérées sur les rameaux de leurs plantes nourricières (cf. Azevedo Marques 1928, Brown 1976, Boulard 1999b) (fig. 40).

Les *Darthula*, genre monospécifique (*Darthula hardwickii* Gray, Aetalioninae Darthulini), méritent d'être cités dans ce travail. C'est peut-être l'espèce la plus éloignée morphologiquement de toutes les autres, mais c'est surtout la plus localisée, puique elle se rencontre uniquement dans les contreforts Sud Himalayens, alors que le reste de la famille a une distribution néotropicale. Les *Darthula*, qui vivent en colonies, ressemblent à de très grosses Cicadelles d'environ 28 mm de long, à tête très infléchie vers le bas et l'arrière, au thorax fortement bossu, l'abdomen prolongé par un curieux processus caudal long d'une douzaine de millimètres et relevé vers le haut (cf. Colthurst 1931, Evans 1946).

4 Diversités orientatives, exceptionnelles ou énigmatiques chez les Cicadidés

4.1 Formes et couleurs: diversité morphologique (fig. 43 à 50)

4.1.1 Conformation générale

- **espèces aux ailes hyalines**: plus des 3/4 des espèces (et notamment holarctique, néotropicales et australiennes), beaucoup avec des macules punctiformes vers l'extrémité des nervures comme chez les *Cicada* européennes, les *Proarna* américaines et divers genres asiens.

- **espèces aux ailes hyalines et au corps colorés**: de nombreuses combinaisons picturales semblent possibles: brun quasi uniforme des *Pomponia fusca* (OLIVIER) et fuscoides BLRD, panaché comme chez *Cicada orni* L., entièrement noir comme chez beaucoup de *Graptopsaltria*, noir dessus, beige dessous et saupoudré de cire blanche comme chez *Lyristes plebejus* (SCOPOLI), l'avant-corps noirâtre et l'abdomen rouge (certaines *Huechys*) ou bien encore bleu turquoise rehaussé dorsalement de taches blanches composant une sorte de masque rituel comme chez *Raiateana oulietea* BLRD, la seule Cigale de la Polynésie française.
- **espèces aux ailes et au corps colorés, entièrement, ou plus ou moins**: les grandes asiennes *Tosena albata* (DIST.), *Tacua speciosa* (DISTANT), *Salvasana mirabilis* DIST. et *Formotosena montivaga* (DIST.); les *Platypleura*, les *Pycna* africaines et asiennes, les *Ugada*, *Ioba* et *Orapa* africaines et l'amazonienne *Hemisciera maculipennis* Laporte, en sont des exemples spectaculaires.
- **espèces monochromes**: *Carineta viridis* (GERMAR), *Hyantia honesta* (WALKER), *Dundubia vaginata* DIST., toutes trois entièrement vertes; nombreuses espèces entièrement brunes.
- **espèces hétérochromes**: chez *Musoda flavida* KARSCH et *Nablistes heterochroma* BLRD, espèces afro-tropicales, les mâles sont verts pendant que les femelles sont brunes.
- **espèces variables ou "varicolores"**: En France, la Cigale noire, *Cicadatra atra* (OLIVIER) est aussi représentée par une variété jaunâtre; en Nouvelle-Calédonie, *Mouia variabilis* DIST. se trouve sous des formes verte, brune ou panachée; en Australie, *Cyclochila australasiae* (DONOVAN) coexiste sous cinq morphes tinctoriales (verte, jaune, noire, ou panachées) ayant reçu autant de noms vernaculaires (cf. MOULDS 1990).
- **espèces mimésiennes**:
  - *phloeomorphes* (de différentes façons): *Cicada orni* L., *Platypleura argus* MELICHAR, *Strumosella strumosa* (F.), *Oxypleura spoerryae* BLRD;
  - *lichénomorphes*: *Pycna hecuba* DIST., *Ayuthia spectabile* DIST., *Yanga pulverea* DIST.;
  - *phyllomorphes* (diversement): *Hovana distanti* BRANCSIK; *Lacetas annulicornis* KARSCH; *Hemidictya frondosa* BURMEISTER;
  - *thanato-mimésiennes* (qui imitent leur propre mort): *Spoerryana llewelyni* BLRD, *Tettigetta pygmea* (OLVR), *Cicadatra atra* (OLVR), diverses *Paectira*, diverses *Tibicina* (cf. BOULARD 1985, PASTEUR 1995) et bien d'autres, ainsi que la tout dernièrement décrite et bien nommée *Nyara thanatotica* VILLET 1999.
- **espèces aux couleurs prémonitoires**: *Huechys sanguinea* DEGEER et *H. incarnata* Germar, toutes deux émétiques et non attaqués par les prédateurs avertis.
- **espèces à morphes mélaniques**: *Soudaniella cortustusa* BLRD; *Yanga guttulata* (SIGNORET) (cf. BOULARD 1974b, 1985 et sous presse).
- **espèces paranotifères** (pourvues de paranota, expansions latérales et triangulaires issues de chaque côté du pronotum): nombreux exemples avec les *Ioba*, les *Ugada*, les *Miranha*, les *Zammara*, les *Plautilla*, etc.

4.1.2 Topographie alaire

Sans conteste, l'une des plus belles inventions organiques, des plus mystérieuses aussi, les ailes entomiques, ou ailes des Insectes, offrent un certain nombre de particularités remarquables chez les Cigales. La topographie des nervures, qui constituent l'armature de ces organes locomoteurs, et l'importance relative des cellules que celles-ci y délimitent, sont



Fig. 43: ***Tibicina haematodes*** **(SCOPOLI), deux variétés principale,** ***T. h. viridis*** **FIEBER, à gauche et** ***T. h. haematodes*** **(SCOPOLI), à droite. France.**



Fig. 44: ***Ioba limbaticollis*** **(STÅL), se nourrissant, vue rapprochée.**

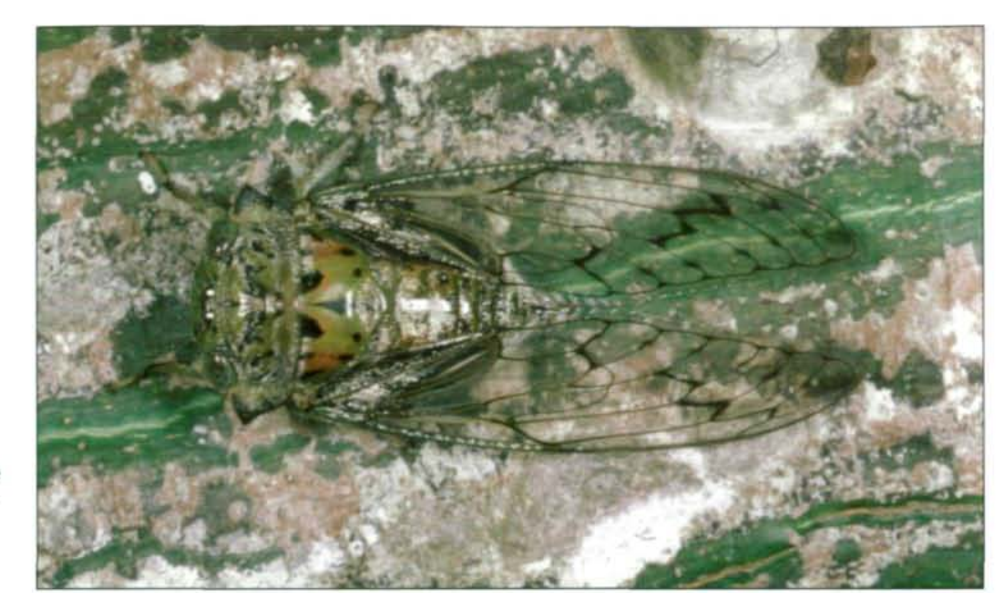






Fig. 45: *Strumosella strumosa* (Fabricius), espèce mimésienne. Forêt galerie, Côte d'Ivoire.

Fig. 46: *Ugada taiensis* Boulard, espèce mimésienne. Forêt ombrophile, Basse-Cote d'Ivoire.

Fig. 47: *Pycna hecuba* Distant, espèce lichenomorphe, savane à Acacias, Est-africain.



Fig. 48: *Soudaniella cortustusa* BOULARD, morphe mélanique, savane arborée régulièrement brûlée du Centrafique. (Cicadinae).



Fig. 49: *Musoda flavida* KARSCH, mâle (à droite) et femelle hétérochromes. Forêt ombrophile centraficaine (Tibicinae).



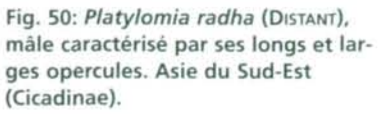


Fig. 50: *Platylomia radha* (DISTANT), mâle caractérisé par ses longs et larges opercules. Asie du Sud-Est (Cicadinae).

effectivement propices au jeu de la diversité, jusqu'à l'intérieur de générations éloignées d'une même espèces (SIMON 1983). Sans revenir sur la topographie générale (cf., entre autres, HORVÁTH 1913, IMNOFF 1933, BOULARD 1996c), je me contenterais ici de mentionner quelques déviations présentées par les homélytres, ou ailes antérieures des Cigales, et choisies dans ces pages parce que étonnantes ou spectaculaires.

- **espèces polynervurées**: Les nervures longitudinales se trouvent dichotomisées en un réseau plus ou moins dense, multipliant le nombre des cellules tout en réduisant les surfaces individuelles de celles-ci. L'exemple caractéristique est fourni par les cicadinés de la tribu des Polyneurini avec *Polyneura ducalis* DISTANT, les *Angamiana æthera* et *A. florida* DIST. Mais ce ne sont pas les seules, les Tibicininés ont aussi leurs polynervurées avec, notamment, la mauricienne *Dinarobia claudea* (ORIAN).
- **espèces à grandes cellules**: Cas des Psithyristrini. L'étrangeté de cette tribu de Cigales philippines, et qui fait sa singularité, réside dans l'agencement tout à fait inhabituel des nervures et cellules homélytrales. Le clavus est minuscule, l'aire rémigiale étant largement prépondérante et bien au delà des normes ordinaires; mais ce qui frappe le plus ce sont les proportions relatives caractérisant les cellules cubitales, le nombre et les cellules du champ ulnaire qui leur font suite. Il n'y a plus de tronçon de médiane individualisé, l'étendue de la cellule cubitale proximale est hypertrophiée, tandis la cellule cubitale distale ou postérieure voit sa largeur fortement réduite, devenant presque égale à celle du limbus. (cf. STÅL 1870, HAYASHI 1979).
- **espèces brachyptères**: on connaît quelques espèces, notamment hétéromorphes, dont la femelle est inapte au vol, n'ayant qu'une voilure réduite. C'est le cas des *Saticula* maghrébines, de *Spoerryana llewelyni* BLRD de l'Est africain et de plusieurs espèces sud-africaines, dont *Gazuma delalandei* DIST. et *Tettigomyia vespiformis* AMYOT & AUDINET-SERVILLE.

4.2 Diversité volatrice

Pour la plupart, les Cigales sont de puisants volateurs, aux battements alaires rapides, mais sur des distances généralement courtes. Toutefois, il en est de pataudes, au vol mal assuré, lourd (*Tibicina haematodes*), et d'autres, que j'ai qualifié de "Cigales-Papillons", aux ailes relativement larges et toutes colorées, qui battent des ailes beaucoup plus lentement, voletant d'une façon qui évoque celle généralement propre aux Rhopalocères. Le meilleur exemple qui puisse être rapporté ici est celui de *Tosena paviei* (NOUHALIER), une espèce du Sud-Est asiatique que j'ai personnellement observée sur les pentes du Doi Inthanon, en Thaïlande (cf. BOULARD 2001b).

4.3 L'appareil émetteur et récepteur de sons: diversité fondamentale et diversité secondaire

4.3.1 Diversité fondamentale: l'organe cymbalique (fig. 53) et le nom de sa production sonore

Les Cicadidés sont les **entomophonateurs** par excellence, puisque seuls Insectes pourvus d'un extraordinaire appareil morpho-anatomique **uniquement** voué à l'acoustique. En effet, alors que tous les autres Insectes "chanteurs", ou mieux dits, "musiciens", utilisent des attributs surajoutés à diverses parties du corps, dont la fonction première n'est pas de bruire (ex.: élytres et pattes des Grillons, des Criquets et autres Sauterelles), les Cigales de la famille des Cicadidae possèdent un appareil émetteur-récepteur de sons, **l'organe cymbalique**, différencié au début de l'abdomen, dans les deux premiers urites appelés pour cela "acousticalia". Complet, il est, autre singularité, apanage exclusif des mâles et les éléments sonores sont les cymbales (encore appelées timbales), différenciées dorso-latéralement sur le premier segment abdominal. Les éléments récepteurs et intégrateurs sont les miroirs tympaniques et les capsules auditives, dont alors les deux sexes se trouvent également pourvus ventro-latéralement.

Vues de l'extérieur, les cymbales se présentent comme des plages subcirculaires ou subovales et légèrement convexes de cuticule parcheminée, renforcées de côtes et de plaquettes. Intérieurement, chaque cymbale se trouve reliée à un muscle fort puissant, par l'intermédiaire d'un tendon. Les contractions musculaires dépriment les cymbales, ainsi que côtes et plaquettes à leur tour, tandis que les relâchements permettent à l'ensemble de reprendre la forme première; chacune de ces actions, menée énergiquement, s'accompagne de sons, dont la répétition rapide (souvent plus de 300/seconde) et selon des rythmes variant avec les espèces, constitue le "chant" des Cigales. Celui-ci, qui résulte donc d'une mise en vibration des cymbales, n'est pas, à dire vrai, un chant (pas d'organe vocal chez les Cigales), ni surtout une stridulation (qui, par définition, est un bruit de frottements), mais une sorte de craquètement répété ou, mieux dit pour en respecter l'originalité anatomique: une **cymbalisation**. Dès production, celle-ci se trouve amplifiée par une véritable caisse de résonance interne, laquelle, délimitée par un

vaste sac aérien, occupe la plus grande partie de la cavité abdominale, repoussant les viscères dans l'extrémité du corps. C'est pourquoi le ventre des Cigales mâle placés en contre-jour, apparaît presque entièrement vide. Finalement, la topographie générale et particulière de cet appareil sonore permet de conférer aux seuls Cicadidés le titre de **vrais ventriloques** de la nature (cf. CARLET 1876, VOGEL 1923, PRINGLE 1957, MICHEL 1975, BOULARD 1996c).

4.3.2 Diversités secondaires liées à l'organe cymbalique: expressions externes de la spéciation

L'organe cymbalique et son environnement morpho-anatomique immédiat, se trouvent être le siège d'une diversité étendue. Celle-ci concerne la forme et la topographie des cymbales, ainsi que deux catégories de volets cuticulaires, les **cymbacalyptes**, dorso-latéraux et les **opercules**, ventro-latéraux. Les premiers, encore appelés protège-timbales émanent soit du deuxième segment abdominal (cas général), soit du dernier segment thoracique (exception présentée chez les *Plautilla*) et surplombent les cymbales. Les seconds sont des expansions issues du métathorax (précisément, des épimérites 3), qui apparaissent tout d'abord comme deux plaques symétriques protégeant toute la partie baso-ventrale de l'abdomen vouée à l'acoustique. La présence et la forme ce ces volets cuticulaires, ou bien leur absence totale, confèrent une certaine originalité aux espèces ou à des catégories taxonomiques de rang supérieur.

4.3.2.1 Forme et topographie des cymbales

Une très grande variation réside dans la conformation générale et particulière des cymbales. Celles-ci peuvent être subtriangulaires ou subcirculaires, plates ou plus ou moins bombées, conserver la position latérotergale typique et être très largement exposées, ou bien, au contraire, elles peuvent prendre une orientation subperpendiculaire à l'axe du corps et n'être seulement visibles qu'à la faveur d'une fente profonde ménagée entre les deux premiers segments abdominaux, comme chez bien des espèces du genre *Carineta*.

La topographie cymbalique est également très variée, depuis la différenciation peu marquée d'une côte et d'une plaquette couchées sur la membrane cymbalaire, jusqu'à l'individualisation précise de plus d'une vingtaine de côtes et d'autant de plaquettes: les *Lembeja* australiennes, dont *L. paradoxa* (KARSCH) et *L. viticollis* (ASHTON) sont spectaculaires à cet égard. Côtes et plaquettes peuvent présenter des formes diverses, tous les arrangements apparaissent possibles pourvu, semble-t-il, qu'elles restent parallèles, au moins grossièrement. Dans un même genre et suivant les espèces, les cymbales se montrent plus ou moins étendues, plus ou moins complexes, plus ou moins convexes et disposées suivant un angle plus ou moins prononcé avec le plan sagittal du corps. Un bon exemple est apporté par A.J. De BOER avec les *Gymnotympana* orientales (1995), auquel on peut ajouter celui des *Trismarcha* africano-malgaches, dont la surface occupée par les cymbales diffère grandement d'une espèce à l'autre: entre les extrêmes *T. atrata* DIST. et *T. excludens* (WALKER), deux espèces de tailles très voisines – la seconde étant un peu plus grande – la surface des cymbales varie du simple au double, tandis que l'on compte sept côtes étroitement serrées par cymbale chez la première et onze côtes nettement plus espacées entre elles chez la seconde. A l'opposé, quelques Cigales possédent des cymbales minuscules: l'australienne *Froggattoides typicus* DIST. et la guyano-amazonienne *Toulgoetalna tavakiliani* BLRD en fournissent les meilleurs exemples connus à ce jour.

4.3.2.2 *Mâles acymbaliques*

Quelques rares Cigales mâles sont totalement dépourvues de cymbales fonctionnelles: les *Platypedia* et *Neoplatypedia* nord-américaines; les africaines des genres *Lamotialna* BLRD, *Ydiella* BLRD et *Bafutalna* BLRD, ainsi que la chinoise *Karenia ravida* DIST. (cf. BOULARD 1993, notamment).

4.3.2.3 Absence, présence et diversité des Cymbacalyptes

- **Scission taxonomique**: Les Cicadidae se répartissent en deux sous-familles principales: celle des **Cicadinae**, dont les cymbales sont plus ou moins cachées par des cymbalyptes plus ou moins développés, et celle des **Tibicininae**, qui ne possèdent pas de cymbacalypes (DISTANT 1889).
- **Mâles à cymbacalyptes totalement développés** et masquant entièrement les cymbales comme chez de nombreuses tribus dont les Platypleurini, les Polyneurini, les Platylomini, etc;

- **Mâles à cymbacalyptes partiellement développés** et laissant les cymbales plus ou moins découvertes; exemples moins nombreux: tribus des Cicadini, des Zammarini.
- **Mâles à cymbacalyptes sacciformes**: les cymbacalyptes sont développés comme des poches latéro-dorsales constituant des chambres acoustiques accessoires; c'est le cas des grandes australiennes des genres *Topha*, avec *T. saccata* DIST., et *Arunta*, avec *A. perulata* (GUERIN-MENEVILLE), ou encore des *Onchotympana* des îles Philippines, comme *O. viridicincta* STÅL (cf. BOULARD 1990; MOULDS 2001).

4.3.2.4 Absence, présence et diversité des opercules:

- **Mâles pourvus d'opercules "normalement" dimensionnés:** Les chambres acoustiques ventrales se trouvent protégées par des opercules aux dimensions telles qu'ils ferment totalement les chambres acoustiques; le type est fourni par *Lyristes plebejus* (SCOPOLI), mais les exemples sont nombreux;
- **Mâles pourvus d'opercules sous-dimensionnés:** chez de nombreuses espèces les opercules s'avèrent sous-dimensionnés, comme chez les Tibicines, dont *Tibicina garricola* BLRD et *T. haematodes* (SCOPOLI) dont les chambres acoustiques ventrales restent partiellement visibles;
- **Mâles pourvus d'opercules hypertéliques:** chez d'autres espèces, au contraire, les opercules prennent des proportions exagérées, notamment chez les Gymnotympana ou ils sont disposés comme des pavillons acoustiques. Mais dans plusieurs genres asiens, ils peuvent afficher des formes en cuillères, en spatules ou en spicules; ces opercules sont particulièrement développés dans la faune orientale et notamment chez les *Dundubia* et les *Platylomia*, qui se trouvent affublés d'opercules atteignant des limites proches d'une dystélie comme chez l'espèce *P. radha* DIST.
- **Mâles dépourvus d'opercules:** Un très petit nombre de genres et d'espèces sont totalement dépourvus d'opercules; des exemples peuvent être trouvés chez les *Lembeja* du Sud-Est asiatique, chez les *Prunasis*, *Coata* et *Conibosa* Sud-américains, chez les *Dinarobia* et *Fractuosella* des îles Mascareignes.

4.3.2.5 Palettes sternales tympano-protectrices

Chez quelques rares espèces dépourvues d'opercules, des palettes sterno-thoraciques (développées vers l'arrière à partir du métasternum) remplacent quelque peu ceux-ci. Diversité adaptative seulement connue pour trois espèces de Cigales malgaches (cf. BOULARD 1980a).

4.3.2.6 Modifications tégumentaires en relation avec l'acoustique

La caisse de résonnance interne, délimitée par un vaste sac aérien, occupe une grande partie du métathorax et plus des trois quarts de l'abdomen, s'accolant étroitement à la paroi du corps (en ménageant cependant deux conduits: l'un, dorsal, pour le coeur et le tube digestif, l'autre, ventral, pour la chaîne nerveuse). Le plus souvent, les parois métasternale et abdominale ne sont pas modifiées et la caisse de résonance interne donne sur l'extérieur par l'intermédiaire de quatre membranes: les miroirs tympaniques (mty) et les membranes jaunes (mj) ou membranes plissées. Les premiers sont toujours très tendus, comme des peaux de tambours; les secondes ne le sont, d'ordinaire, que lors des cymbalisation. Toutefois, les parois en question peuvent présenter des modifications importantes et remarquables que j'ai appelées: "vitrification", "membranisation" et "baudruchisation".

- **La vitrification:** Dans la vitrification, la cuticule se fait plus dure en même temps qu'elle devient translucide et parfois transparente; elle intéresse le plus souvent le métasternum et le début ventral de l'abdomen, ou même une très grande part de celui-ci, comme chez *Pomponia cyanea* FRAZER, ou *Zouga beaumonti* BLRD, acquérant des caractéristiques physiques, qu'il reste à étudier.
- **La membranisation**: Quand elle existe, la membranisation consiste en un amincissement partiel ou total de territoires habituellement durs et opaques, lesquels deviennent alors souples et translucides. La membranisation s'exerce tantôt sur la paroi ventrale, tantôt sur les parois latéro-dorsales de l'abdomen, mais toujours où celles-ci se trouvent en apposition directe avec la caisse acoustique interne. Ce sont les vastes sternites III, IV et V (ou sternites moyens) qui se trouvent concernés, ou bien les tergites III à VI (ou tergites moyens). Au niveau ventral, la paroi est transformée en une membrane pellucide, alors généralement sous-tendue entre les tergites, tout en réservant quelques points, ou quelques traits de renforts médio-longitudinaux et transverses, faits de cuticule épaisse et dure. Cette structure insolite singularise, notamment, les *Adeniana* yéménites et maghrébines, certaines *Zammara* et les *Plautilla* néotropicales et les *Zouga* d'Afrique du Nord et du Sud, avec des degrés divers dans la modification; par exemple, *Z. peringeyi* (DIST.) témoigne d'un début d'installation de la structure, laquelle est pleinement achevée chez *Z. apiana* HESSE et chez les *Adeniana*.
- **La baudruchisation**: Chez les espèces susmentionnées, la forme générale de l'abdomen n'est pas ou peu affectée. Mais il existe un certain nombre d'espèces, appartenant aux tribus voisines des Chlorocystini, des Gymnotympanini et des Tettigomyini, où l'abdomen est susceptible de prendre la forme d'une baudruche. Le plus souvent, la déformation est temporaire et en relation avec l'activité acoustique: au niveau des parois latéro-dorsales, la membranisation permet à la fois une "rétraction de repos", autrement dit un certain télescopage des segments, et une "extension de cymbalisation" par laquelle l'abdomen s'étire et se renfle avec plus ou moins d'ampleur suivant l'espèce considérée lors de la

mise en action de l'appareil sonore, comme je l'ai indiqué pour la première fois chez les *Sporerryana* et les *Iruana* de l'Est-africain, auxquelles il faut ajouter ici les *Tettigomyia* sud-africaines. Ce phénomène a été retrouvé et confirmé par mes confrères M.S. MOULDS (1975) et M.R. DE JONG (1982) chez les *Lembeja* d'Australie. Mais chez d'autres Cigales australiennes, la "baudruchisation" est devenue définitive, conduisant à ces monstres à l'abdomen démesuré et gonflé justement comme une baudruche, que sont les mâles des *Cystosoma saundersii* WESTWOOD, *C. schmeltzi* DIST. et *Glaucopsaltria viridis* GODING & FROGGATT; c'est également le cas pour les mâles de diverses *Xosopsaltria* sud-africaines, ainsi qu'à un degré un peu moindre celui de la grosse espèce néo-calédonienne *Kanakia gigas* BLRD... Tous grotesques inventeurs des "saucisses volantes"[8] avant la lettre.

- **Mâles pourvus d'une enceinte externo-ventrale (supposée acoustique)**

Quelques rares espèces présentent une structure ventrale tout à fait insolite: la caisse principale interne se trouve doublée d'une enceinte acoustique sous-jacente, largement ouverte sur l'extérieur. Ce dispositif résulte du concours de trois modifications de la paroi abdominale: latérotergites surdimensionnés et très arqués, paratergites également étirés qui n'occupent plus une position horizontale, mais au contraire verticale par suite d'un repliement total les accolant étroitement aux latérotergites correspondants, et sternites moyens vastes mais surtout entièrement "membranisés". Les tergites délimitent ainsi une "enceinte externo-ventrale", dont les sternites pellucides constituent le plafond. De bons exemples sont fournis par les *Zouga beaumonti* BLRD et *Z. fornicata* (L.) (cf. BOULARD 1990, 1994 et la fig. 55).

4.4 Preferenda topologique: diversité écologique

Chez les Cigales, comme bien ailleurs, les espèces ne sont pas toutes cantonnées dans un même étage topologique. Les preferenda dans ce domaine varient avec elles. Si beaucoup s'avèrent essentiellement dendrophiles, privilégiant le stationnement sur les troncs et les branches maitresses des arbres de belle venue, d'autres recherchent davantage les supports offerts dans les canopées, d'autres encore préfèrent le couvert des buissons et quelques unes sont cespiticoles, se trouvant bien dans les touffes de graminées (cf. MYERS 1929, BEAMER 1928, BOULARD *passim*, CLARIDGE, WILSON & SINGRAO 1979, SCHEDL 1985, VILLET 1992). Concernant la sensibilité des Cigales vis à vis de la température ambiante, une étude intéressante conduite en 1992/93 par Jean-Marc PILLET dans les Alpes suisses montre bien la thermophilie de ces grands insectes que l'on rencontre exclusivement sur les versants et dans les vallées les plus ensoleillés.

(8) Saucisses volantes : nom commun donné aux énormes ballons dirigeables, aérostats oblongs inventés fin du XIXe-début du XXe siècles.



Fig. 51: ***Pomponia pendleburyi*** **BOULARD, l'une des plus grandes Cigales du monde (61 mm de longeur du corps pour 165 mm d'envergure), Forêt ombrophile, Isthme thaïlandais.**



Fig. 52: ***Formotosena montivaga*** **(DISTANT), mâle commencant à soulever ses ailes pour cymbaliser. Thailande montagneuse du Nord.**

Fig. 53: Système acoustique, sonore et auditif, d'une Cigale mâle, *Cicada orni* L.:

(1): Base de l'abdomen vu de dessous, très étirée, avec l'opercule gauche retourné pour «ouvrir» les chambres acoustiques ventrales et mettre en évidence les différentes composantes du système acoustique.

(2): le système acoustique isolé et vu des 3/4 arrière gauche. Explication des lettres: ca = capsule auditive gauche; cp = cymbacalypte (volet protecteur latéro-dorsal); cy = cymbale; eg = entogastre (armature in-terne); md = muscle cymbalique droit; *mj = membrane jaune distendue* (comme lors du chant); mjp = membrane jaune plissée (comme au repos); mt = miroir tympanique; op = opercule (volet protecteur latéro-ventral); te = tendon reliant le muscle cymbalique à la face interne de la cymbale (vu ici par transparence); UI, UII = Acousticalia, les deux premiers urites ou segments abdominaux supportant les organes acoustiques; vi = velum délimitant intérieurement la capsule auditive droite. (Echelle en millimètres).

(Extraites de BOULARD 1996c et colorisées).

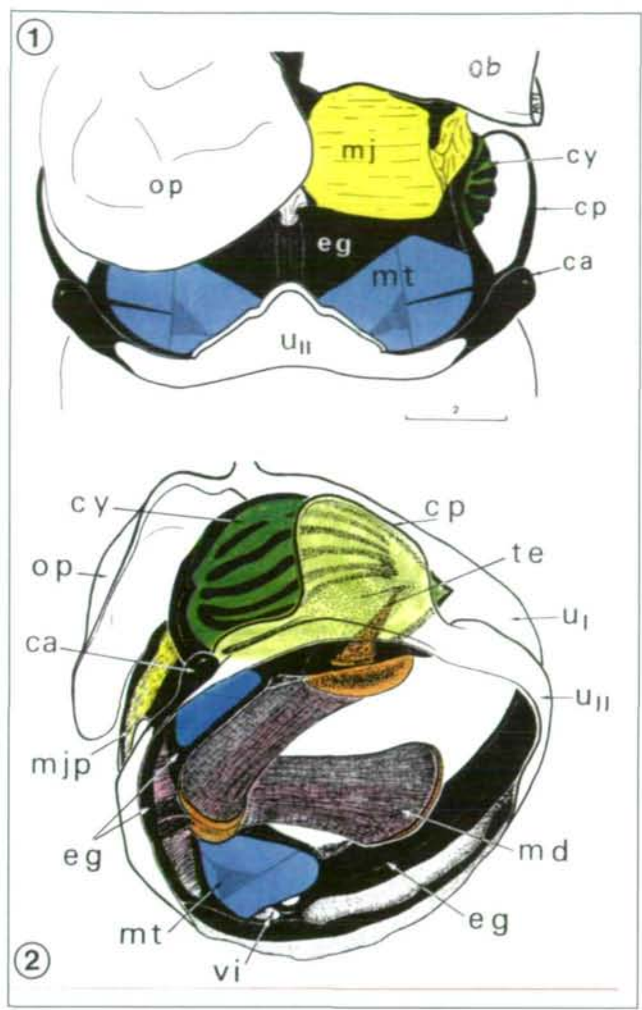
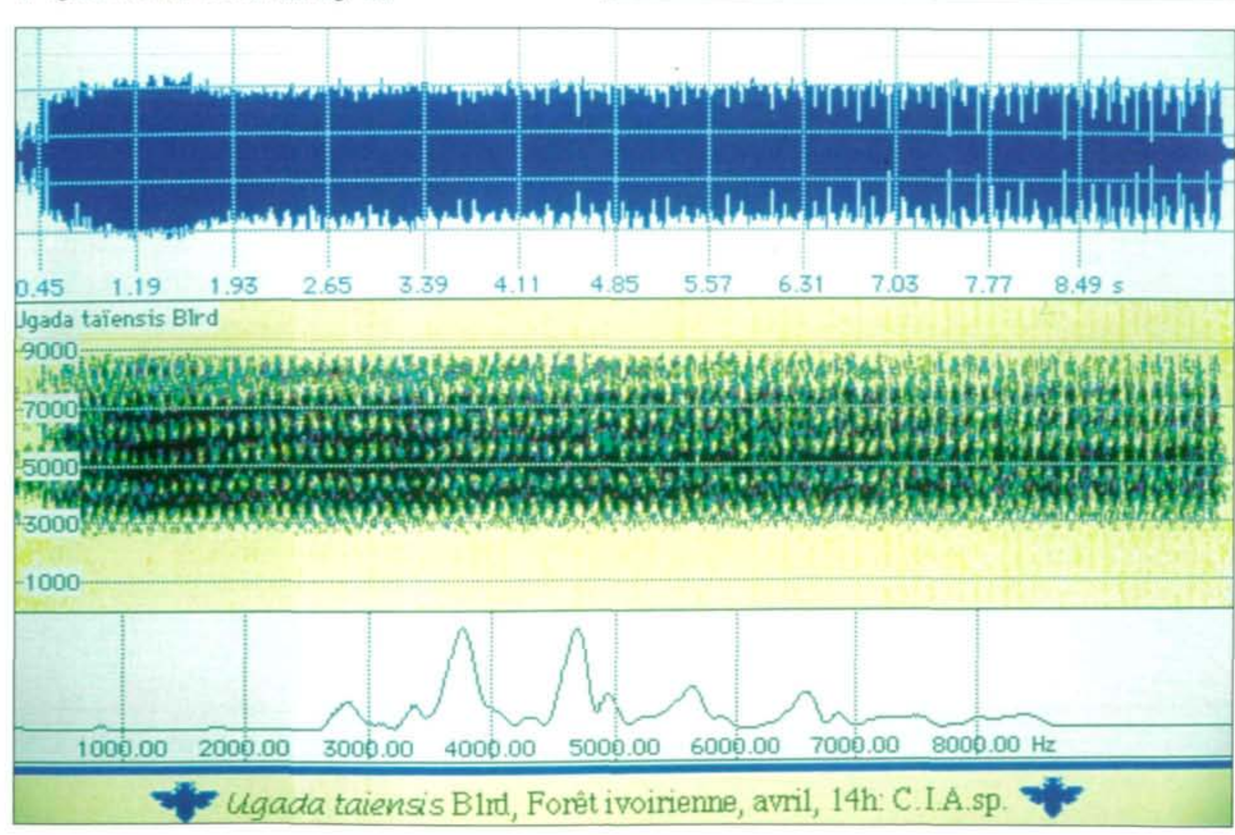


Fig. 54: Cartes d'Identité Acoustique:
a: *Ugada taiensis* BOULARD (cf. fig. 46),



Ioba limbaticollis (é40).ps

Ioba limbaticollis (Stål), savane centrafricaine, mars, 13h: C.I.A.sp.

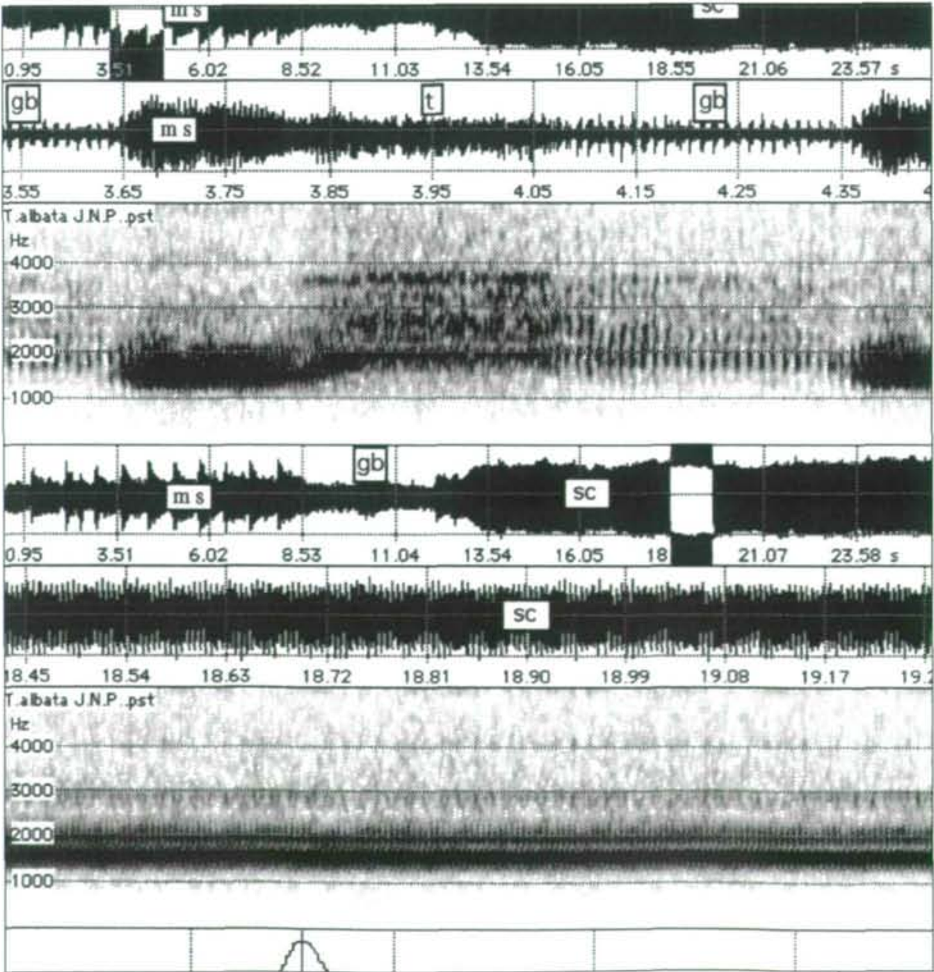


Fig. 54: Cartes d'Identité Acoustique: b: *Ioba limbaticollis* (Stål) (cf. fig. 44), c: *Tosena albata* (Distant) (Extraite de Boulard 2001).

4.5 Postures de cymbalisation, spécificité sonore, comportements pré-copulatoires: diversité éthologique imaginale (fig. 51 à 55)

4.5.1 Habitude du plus grand nombre

Les mâles de chaque espèce de Cicadidés adoptent pour cymbaliser et attirer les femelles un poste d'appel (sur tronc, branche, ramille, ou sur graminée, suivant là encore des prefe-





Fig. 55: ***Zouga beaumonti*** **BLRD, mâle en vue ventrale pour montrer la voûte pellucide abdominale de la chambre accessoire sous-sternale supposée acoustique. (extrait de BOULARD 1994)**

renda spécifiques) et une attitude souvent caractéristiques de leur groupe (tête en haut, tête en bas, abdomen cambré ou étiré, ailes rabaissées sur les côtés ou placées presque à plat au dessus du dos, en ailes de mouche). Cette manifestation sonore semble avant tout destinée aux femelles, et celles, sexuellement mûres, rejoindront effectivement les mâles et copuleront. Toutefois, diversité extrême, chaque espèce a son propre langage, et celui-ci peut avoir plusieurs particularités suivant qu'il s'agit de l'appel nuptial (opérationnel chez la grande majorité des espèces), de la cymbalisation de cour (éventuelle[9]), d'un "cri" de détresse, ou d'une réaction de peur (laquelle est souvent accompagnée d'un jet d'urine). On a pu établir ainsi des **cartes d'identité acoustiques** (C.I.A.) et des **cartes d'éthologie acoustique** (C.E.A.), audiospectrogrammes souvent maintenant plurifenestrés propres à chacune des espèces enregistrées ***in natura*** (cf. PRINGLE 1955, ADLEY 1969, D. YOUNG 1972, 1980, POPOV 1981, 1997, FONSECA 1991, QUARTAU & REBELLO 1994; BOULARD 1995a, 1996c, 1999a, entre autres), tandis que l'on a commencé d'établir un catalogue fondé sur les cymbalisations cicadéennes (SUEUR 2001). Il peut être surprenant de constater que l'appareil cymbalique, construit sur le même plan chez toutes les Cigales, permette une telle spécificité dans la production sonore. Mais cet organe s'avère si sensible, que la plus petite variation morphologique, le moindre changement dans les rythmes d'action suffisent à en faire percevoir l'immense diversité potentielle. Cela est si vrai que l'on a pu décrypter, par l'acoustique, des espèces jumelles ou des formes considérées jusque là comme taxonomiquement identiques (cf. POPOV 1998; GOGALA & TRILAR 1999; MARSHALL D.C. & J.R. COOLEY 2000; PUISSANT & BOULARD 2000, notamment).

4.5.2 Structure plurielle des cymbalisations

Suivant les espèces, la cymbalisation pronuptiale peut être simple ou composée. L'exemple type du premier cas est fourni par *Cicada orni*, qui reprend le même motif inlassablement sur le même rythme. Pour le second cas, les exemples sont multiples, depuis la cymbalisation coassante des *Spoerryana*, celle, trompettée à la puissance et au rythme décroissants, puis relancée des *Pomponia*, jusqu'à l'extraordinaire appel émis sur plusieurs gammes avec des tonalités différentes par les grandes *Tosena* et particulièrement *T. albata* (cf. BOULARD 1979b, 2001a et la fig. 54c). Une asymétrie dans le fonctionnement des cymbales pourait être un subtil paramètre de diversité acoustique (cf. FONSECA & BENNET-CLARK 1998).

4.5.3 Place de l'activité sonore dans le nycthémère

Nombreuses sont les espèces héliophiles qui se manifestent dans la journée, soit largement en continu comme une bonne majorité des européennes, soit au cours de périodes plus ou moins marquées, séparées par des silences plus ou moins longs (les *Ioba*, *Soudaniella*,

(9) **Éventuelle**: la cymbalisation de cour ne semble pas de mise chez toutes les espèces ; par exemple, elle manque chez *Cicada orni* L., *Lyristes plebejus* (SCOP.) et *Dundubia terpsichore* (WALKER).

Strumosella, *Ugada* africaines), soit lors de la période vespérale (certaines *Dundubia* asiennes comme *D. terpsichore* WALKER), ou bien encore qui s'activent de jour comme de nuit (exemple rarissime de *Kanakia typica* DIST., dont les mâles émettent périodiquement des sortes de courts beuglements). Beaucoup d'autres, notamment dans les cicadofaunes tropicales (la brésilienne *Pompanonia buziensis* BLRD, les grandes asiennes du genre *Pomponia* sont essentiellement crépusculaires et certaines d'entre elles sont également aurorales, s'activant aussi le temps que le jour se lève (*Quesada gigas* (OLIVIER), *Kanakia annulata* (DIST.), *Platypleura mira* DIST., *Dundubia jacoona* (DIST.), *Platylomia andamansidensis* BLRD). A l'opposé, on ne connaît que quelques espèces franchement nocturnes (*Ugada limbimacula* DIST., *Kanakia gigas* BLRD), ces dernières posant un problème éthologique certain[10]. Jérôme SUEUR (2002) a écrit un article très intéressant en ce qu'il compare les activités sonores de neuf espèces sympatrides étudiées au Mexique; il privilégie trois axes principaux quant à la distinction des manifestations acoustiques: le temps, la fréquence et l'amplitude, lesquels, probablement, entrent concomitamment en jeu dans le "sonoguidage" des femelles (voir aussi DOLAN & YOUNG 1989). Cette diversité, quelque peu attendue dans l'investigation relative du nycthémère par les Cigales, a été mis pragmatiquement à contribution par d'anciennes éthnies comme support temporel rhytmant les jours et les saisons (cf. TERRADAS 1999).

4.5.4 Cas exceptionnels ou énigmatiques

Pour la plupart des espèces connues, les mâles se postent à un endroit pour cymbaliser, où ils attendent l'arrivée d'une femelle. Toutefois ce cas n'est pas général et souffre bien des exceptions, dont certaines encore inexpliquées. Je pense tout d'abord à ma petite *Spoerryana llewelyni*, une espèce cespiticole que j'ai découverte avec un certain émoi au Kenya en 1972; les femelles, brachyptères, sont incapables de voler, aussi ce sont les mâles qui se déplacent à leur recherche par bonds voletés tout en cymbalisant (cf. BOULARD 1974c). Autre comportement, plus étrange et restant pour moi énigmatique: les mâle des grandes Tosenini diurnes, telles *Tosena albata* (DIST.) et *Formotosena montivaga* (DIST.) et les mâles des grandes Pomponiini crépusculaires, telles *Pomponia intermedia* DIST. et *P. pendelbury* BLRD, émettent leur cymbalisation d'appel agriffés au tronc d'un arbre, appel composé de plusieurs strophes cymbalisées et qui dure un peu plus d'une minute; rien jusque là que de très normal. Mais voilà: à peine ont-ils terminé que ces mâles s'envolent sans plus attendre vers un autre tronc... Je n'ai jamais pu observer un accouplement et je ne sais comment font les femelles pour copuler avec des mâles démontrant une telle bougeote, ou tant d'impatience! Sans doute arrive-il qu'un mâle s'arrime (par hasard ?) près d'une femelle qu'alors il accouple, comme je l'ai constaté plusieurs fois avec *Pomponia dolosa* BLRD, une espèce également sud-asienne et crépusculaire, mais de plus petite taille (cf. BOULARD 2000 et 2001a, b, c). Cet étonnant comportement rejoint quelque peu celui que m'avait déjà montré une petite cigale néo-calédonienne, *Ueana rosacea* DIST., laquelle cymbalise également durant le crépuscule, mais tout en virovoltant d'un arbre à l'autre! (cf. BOULARD 1999a, p. 106).

4.6 Les Mécanismes sonores parallèles ou de substitution et appareils stridulants de certaines Cigales: diversité atavique

Si l'utilisation de l'organe cymbalique représente sans aucun doute le principal moyen dont disposent les Cigales pour bruire, ce n'est cependant pas le seul. On connaissait, depuis le siècle dernier (JACOBI 1907, VARLEY 1939), un petit nombre d'espèces susceptibles de bruire sans l'aide des cymbales et cela suivant deux méthodes pouvant mettre en jeu des dispositifs accessoires, lesquels intéressent les deux sexes. C'est un autre aspect singulier et passionnant de la diversité chez les Cicadomorphes.

En réalité, il existe quatre, voire cinq moyens ou méthodes rendant possibles, chez certaines Cigales, les communications sonores

(10) **Problème éthologique certain**: on s'explique mal, en effet, comment ces insectes, essentiellement èquipès pour une vie diurne, sont devenus nocturnes (durant la journée, elles restent silencieuses, mais elles se nourrissent) et comment les sexes arrivent à se rejoindre, nuitamment.

autrement que par cymbales. Quatre de ces moyens paraissent mettre en jeu des dispositifs morpho-anatomiques du type stridulatoire, donc moins extraordinaires intrinsèquement que ne l'est l'organe cymbalique puisque le fait de pouvoir striduler, à l'aide d'attributs surajoutés, néoformés aux dépens d'organes, dont le rôle primordial n'est pas celui d'émettre des sons, est une caractéristique assez répandue chez les Insectes. Les mécanismes qui permettent la stridulation sont toujours constitués de deux composantes principales: la pars stridens ou strigile, que frotte le plectrum, plèctre, mediator ou archet. Souvent, s'y ajoute une troisième composante: le "miroir", plage particulière de cuticule mince et tendue, amplifiant, par son pouvoir résonateur, la stridulation naissant du frottement des deux premières. Dans ce qui suit, j'expose brièvement quels sont les appareils véritablement ou potentiellement stridulants, qui ont été rencontrés chez les Cigales. Ceux-ci se montrent différents les uns des autres et il est en outre très remarquable que, à une exception près, chacun ne distingue qu'un seul genre, voire une seule espèce: il s'agit en fait d'épiphénomènes, mais fort intéressants intrinsèquement, ainsi que sur le plan évolutif. Une cinquième méthode est celle suivie par les "Cigales tambourineuses", que nous aborderons ensuite.

4.6.1 Cigales à dispositif anatomique potentiellement stridulant

- **L'appareil tettigadéen:** Le plus répandu et le premier à avoir été décrit (JACOBI op. cit.). Du type "homélytro-mésonotal", il comprend deux aires striées, inscrites dans les angles antérieurs du mésonotum, sur lesquelles peuvent venir frotter la base anale épaissie et très sclérifiée des homélytres correspondants. Un tel système, pair et pareillement présent dans les deux sexes, caractérise non seulement la sous-famille sud-américaine des Tettigadinae, dans laquelle il a été détecté pour la première fois, mais il se retrouve parfaitement constitué chez les *Plautilla*, les Zammarini et dans diverses tribus de Tibicininae et de Cicadinae, tous groupes par ailleurs fort éloignés des Tettigadinae, comme entre eux (BOULARD 1975a, 1978a).
- **L'appareil ydielléen:** identique chez les deux sexes, cet appareil stridulatoire, "alairo-homélytral", se présente remarquablement élaboré. Le miroir attire immédiatement l'attention en raison de la surface importante qu'il occupe sur la plus grande partie des homélytres. Sur chaque bord costal des ailes postérieures, une "crête stridulatoire" composée d'une cinquantaine de dents coniques, toutes semblables, régulièrement et remarquablement implantées, constitue le plectrum, tandis que le "tapis multiserratulé", propre aux troisièmes nervures anales des homélytres, représente la pars stridens. Cet type d'appareil stridulatoire, tout à fait exceptionnel et encore unique pour les Cicadoidea, mais très proche de ceux présentés par certains Orthoptères, caractérise le genre *Maroboduus* DISTANT 1920 (=*Ydiella* BOULARD 1973), qui comprend deux espèces de Cigales par ailleurs totalement "acymbaliques" et pour lesquelles c'est le seul appareil différencié pouvant leur permettre de bruire.
- **L'appareil moanien:** Décelé chez *Moana expansa* MYERS (BOULARD 1976b), une espèce des îles Samoa, ce dispositif stridulatoire est pair et "homélytro-scutellaire": les strigiles occupent les brides scutellaires méso-thoraciques (râpes scutellaires), tandis que plèctres et miroirs sont sur les homélytres; ceux-ci se singularisent par l'ampleur inhabituelle de la cellule radiale, la hyalinité totale et la tension singulière du clavus et par la robustesse de la nervuration cubito-anale. (Voir aussi DUFFELS 1988).
- **L'Appareil carinétéen:** Très différent des structures précédentes, cet appareil est d'un type tout à fait original en ce qu'il se trouve localisé sur les genitalia mâles. Également pair, il comprend les strigiles, portés par les "tribogones", organites néoformés sur le premier segment génital (pygophore) et les médiators, qui résultent de la transformation en "plectrogones" des lobes latéro-antérieurs du second segment génital (phallicophore). Cet extraordinaire système "génitalo-stridulatoire", je ne l'ai rencontré que chez les *Carineta*, taxon générique propre à la Région néotropicale et qui inclut des espèces présentant diverses étapes de la formation de cet appareil, dont la réalité fonctionnelle comme éthologique reste à démontrer (cf. BOULARD 1986c).

4.6.2 Les Cicadidés bruiteurs

La communication sonore paraît devoir jouer un rôle primordial dans l'éthologie des Cigales, en particulier dans les moments précédant ou présidant au rapprochement des sexes. Cela est net pour ce qui concerne la cymbalisation, que l'on peut aujourd'hui classer comme une manifestation au caractère nuptial fondamental, s'agissant de la pérennité des espèces. Toutefois, nombre de Cigales normalement pourvues d'un appareil cymbalique complet, ou bien encore d'un système stridulant, ont la possibilité de bruire autrement, en suivant pour cela deux méthodes effectives.

4.6.2.1 Percussion homélytro-abdominale

Certaines Cigales produisent des claquements en frappant les ailes sur le corps: c'est la "percussion homélytro-abdominale". Cette possibilité est accessible aux deux sexes et

ceux-ci en usent, par exemple, dans les courts moments qui précèdent la cymbalisation et la copulation; il en est ainsi chez les mâles de *Cicadatra atra* (OLIV.), de *Tibicina garricola* BLRD et chez certaines femelles (*Spoerryana llewelyni* BLRD). Outre ces trois espèces, des Cigales des groupes les plus divers et des horizons les plus variés procèdent de cette manière. Ainsi: *Cicadetta montana* (SCOP.), européenne, d'une part, et, d'autre part, *Amphipsalta cingulata* (FABR.) et *A. strepitans* (KIRKALDY) – Cigales des antipodes connues grâce à MYERS 1929, DUGDALE & FLEMMING 1969, entre autres)–, *Clidophleps beameri* DAVIS (espèce californienne observée par DAVIS lui-même en 1943) et la plupart des Tibicines, comme *Tibicina haematodes* (SCOP.) et les espèces méditerranéennes *T. tomentosa* (OLIV.) et *T. faimairei* BLRD. La plupart des Cigales cependant, qu'elles soient mâles ou femelles, ne claquent jamais des ailes et c'est le cas, par exemple, chez les européennes éthologiquement bien connues *Lyristes plebejus* (SCOP.) et *Cicada orni* L.

4.6.2.2 Les Cicadidés tambourineurs

Il existe encore une dernière possibilité pour faire du bruit, marquer sa présence, et qui est suivie par quelques petits groupes de Cigales; elle consiste à faire taper le bord costal des ailes antérieures sur le support où se tient l'Insecte, c'est le tapotement ou tambourinage homélytral qui se traduit par un léger bruit de roulement. C'est un procédé que j'ai moi-même observé dans l'Etat de Maranhao au Brésil, avec la minuscule *Taphura debruni* BLRD; ces dernières présentent la particularité d'avoir la costa très épaisse et arquée au niveau où celle-ci touche le support, une feuille dans ce cas précis. Ces petites Cigales très agiles, capturées seulement à quelques exemplaires, m'ont montré que les mâles possèdent des cymbales de dimensions très moyennes, mais parfaitement fonctionnelles (cf. BOULARD 1990). Une telle méthode, soupçonnée depuis les années 1920 (W. KNAUSS, dans DAVIS, op. cit.), puis confirmée ensuite par divers auteurs, est la seule permettant aux espèces nord-américaines du groupe *Platypedia* de bruire, car celles-ci sont totalement dépourvues d'appareil sonore constitué, cymbalique ou stridulant. C'est, peut-être aussi, le moyen utilisé par les autres Cigales dépourvues de même et que j'ai fait connaître à partir de spécimens de collection: les *Lamotialna condamini* BLRD et *L. couturieri* BLRD, l'une et l'autre originaires de la Basse Côte d'Ivoire; toutes deux ont le bord costal des ailes antérieures fort et plus ou moins arqué. Mais ce n'est nullement le cas pour l'espèce chinoise *Karenia ravida* DIST., et pour l'espèce camerounaise *Bafutalna mirei* BLRD, l'une et l'autre totalement dépourvues de mécanisme acoustique apparents, comme de toutes particularités homélytrales (cf. BOULARD 1976a, 1986b).

4.6.3 Remarques sur les Cigales acymbaliques africaines et leur phylogénèse

Avec *Maroboduus* DISTANT 1920 et *Lamotialna* BLRD 1976, *Bafutalna* est le troisième genre de Cigales afro-tropicales démunies d'appareil sonore cymbalique. Tous trois dérivent pareillement de trois rameaux génériques appartenant à trois tribus distinctes de la sous-famille des Tibicininae, à savoir: les Gymnotympanini, les Taphurini et les Prasiini, respectivement.

Le premier rameau comprend deux espèces acymbaliques (*M. fractus* DIST. 1920 [= *Ydiella gilloni* BLRD 1973] et *M. maxicapsulifera* BLRD 1986), voisines des Musodes, *Musoda* KARSCH 1890. Lors de sa découverte, j'ai considéré, sans doute avec trop d'enthousiasme, ce rameau comme représentant une sous-famille à part (Ydiellinae BLRD 1973) et l'ai placé dans la famille des Platypediidae, telle que définie par KATO en 1954. En 1993, j'ai d'une part, réfuté et rayé des cadres la famille des Platypediidae, groupe hétérogène uniquement fondé sur un caractère négatif (absence d'appareil cymbalique) et d'autre part, ramené les Ydiellinae au rang sous-tribal des **Ydiellaria**, tribu des Gymnotympanini, sous-famille des Tibicininae.

Le deuxième rameau s'est détaché, d'une manière similaire, du genre *Hylora* BOULARD 1971, menant au taxon générique *Lamotialna* BOULARD 1976, actuellement connu, lui aussi, par deux espèces (*L. condamini* BLRD 1976 et *L. couturieri* BLRD 1986); ces deux espèces composent aujourd'hui la sous-tribu des **Lamotialnaria**, tribu des Taphurini, sous-famille des Tibicininae.

Enfin, la découverte d'un troisième rameau avec *Bafutalna mirei* BLRD conduit à

reconnaître deux nouvelles sous-tribus dans le groupe des Prasiini africaines (sous-famille des Tibicininae), distinguées, comme les précédentes, au niveau cymbalique:

- Les **Iruanaria**, comprenant le genre *Iruana*, celui-ci riche de quatre espèces (*I. sulcata* DIST. 1905, espèce-type; *I. rougeoti* BLRD 1975; *I. brignolii* BLRD 1982 et *I. meruana* BLRD 1990), toutes pourvues d'un organe sonore cymbalique parfaitement constitué;
- Les **Bafutalnaria**, également monogénérique et aujourd'hui connue par l'espèce-type, *B. mirei*, dépourvue d'appareil sonore, bien que conservant des traces indurées de cymbales.

4.7 Particularités génitales. Organites phalliques accessoires, vraie et fausse spermathèques; comportement de ponte: diversités inattendues, impensables, ou énigmatiques.

D'une manière générale, la conformation des pièces copulatrices mâles est aussi diverse que les espèces et se distribue en un nombre étonnant d'organites accessoires, dont les dessins abondent dans la littérature. Certaines, fort étranges et exemples d'une diversité inattendue, se montrent organisées comme des dispositifs d'ancrage intravaginal spécifiquement conformés (cas général), ou bien disposés comme des systèmes stridulants, ainsi qu'indiqué plus haut (cas énigmatique présenté par les *Carineta*). S'agissant des femelles, il a été démontré que l'organite longtemps considéré comme la spermathèque du tractus procréateur est, diversité impensable, voué à la destruction du sperme en excédent engrangé dans cet organite lors de la copulation. Chez les Cigales, c'est une structure oviductale secondaire originale, l'ampoule séminale, différenciée sur une portion moyenne de l'oviducte commun qu'elle entoure, qui assure la fonction de mise en réserve parfaite des spermatozoïdes destinés, par l'une de ces loteries dont la nature a le secret, à la fécondation des ovules (cf. BOULARD 1965b, 1990).

Une autre manifestation de la diversité, également inattendue et là aussi énigmatique, réside dans l'attitude de ponte que prennent les femelles chez certaines espèces. Si, dans la plupart des cas observés, le dépôt des œufs s'effectue normalement dans une position gardant la tête orientée vers le haut, l'inverse est privilégié dans bien d'autres. Chez *Tettigetta pygmea* (OLIVIER), *Cicadatra atra* (OLVR), *Spoerryana llewelini* BLRD, *Mouia variabilis* DIST., ainsi que chez plusieurs espèces d'*Ueana*, les femelles se positionnent systématiquement la tête en bas pour pondre! On ne sait comment interpréter ce comportement, d'autant que les ouvertures des logettes ovigères présentent les copeaux ligneux soulevés par la tarière béant vers le haut, ne protégeant plus les ouvertures des gouttes de pluie, ou d'une évaporation accentuée... Il se peut que, chez ces espèces, l'embryogenèse, ait besoin d'une hygrométrie soit plus, soit moins importante que d'ordinaire.

4.8 Émergence et métamorphose. Tours pré-imaginales et puits artificiels: diversités surprenantes de l'éthologie larvaire cicadéenne

Les larves arrivées au terme de la post-embryogenèse, ou larves nymphoïdes, vont sortir de terre et aller se métamorphoser en Insecte parfait. Suivant les espèces, cela peut avoir lieu la nuit (majorité des espèces connues à ce propos), ou durant la journée, mais principalement en matinée, comme montré par *Lyristes plebejus* et *Tibicina garricola*, ou bien encore à des heures diverses du nycthémère, l'exemple type en France est fourni par *Tibicina haematodes* capable de se métamorphoser de jour comme de nuit. Pour la plupart des espèces, la sortie de terre est individuelle et s'accomplit de loin en loin. Toutefois, chez nous, *Tibicina haematodes* est aussi connue pour, certaines années, effectuer des émergences massives, toutes les nymphoïdes semblant devoir devenir adultes en même temps, ou presque. Ici, il faut rappeler les championnes du fait que sont les *Magicicada* Nord-américaines justement qualifiées de périodiques. Mais il en est bien d'autres et, tout récemment, mon collègue australien A. EWART nous informait (2001) sur les émergences explosives de plusieurs espèces du Queensland, notamment des genres *Psaltoda* et *Arunta*.

4.8.1 Édifices larvaires éventuels

Les larves de Cigales ont un développement hypogé, vivant dans le sol à des profondeurs variées, mais, pour ce que l'on en sait, rarement en dessous de 2 m. Pour la grande majorité des espèces quelque peu connues, les larves évoluent dans la terre ferme et y reste

cantonnées plusieurs années[11], jusqu'à la sortie précédant immédiatement la métamorphose. Dans un petit nombre d'espèces cependant, et de descendances diverses (Cicadinae comme Tibicininae), les larves manifestent la curieuse habitude d'ériger au dessus de la surface du sol, et avec de la boue excavée de leur terrier, de véritables tours, axialement creuses et dont la paroi interne est parfaitement lissée, travaillée comme dans le terrier proprement dit. Ces tours, le plus souvent pré-imaginales – mais non toujours[12] – et vues parfois comme d'hypothétiques testeurs météorologiques annonçant la métamorphose, semblent correspondre bien davantage à une méthode de rejet en surface des matériaux terreux provenant des affouillages en profondeur; ces larves, relativement nombreuses dans leur aire de



Fig. 56 à 59 Sur la découverte du 20e siècle en matière d'Auchénorhynques: la surprenante éthologie larvaire de la Cigale centrafricaine *Muansa clypealis* (KARSCH):

Fig. 56: Larve nymphoïde quittant sa tour pré-imaginale (reconstitution).

(11) **Plusieurs années**: une exception serait celle de l'espèce malgache *Yanga guttulata* (SIGNORET) dont la post-embryogenèse pourrait, dans les plantations de canne à sucre, s'accomplir en une seule année (cf. A. MONSARRAT 1971).

(12) **Non toujours**: au moins pour une espèce de *Pomponia*, et première signalisation, les larves de stades III et IV – alors pourvues de pattes moyennes et postérieures proportionnellement démesurées –, élèvent déjà des tours semblables, pouvant avoir même massivité externe mais aussi, et ce n'est pas le moins étonnant, ayant même diamètre interne que celles des tours encore habitées par des larves nymphoïdes!

distribution, y jouent alors un rôle de laboureurs au sein de leur écosystème. Nous connaissons des exemples sur tous les continents, les plus spectaculaires étant les tours relativement fines érigées jusqu'à 30 cm de hauteur par une Fidicine sud-américaine pour le moment encore cataloguée sous le nom de "*Fidicina chlorogena* WALKER" (GINZBERGER 1934), et celles massives et presque aussi hautes, maçonnées par les énormes larves des grandes *Pomponia*, dont la thaïlandaise *Pomponia pendleburyi* BLRD (cf. MARLAT 1907, KATO 1932, 1956, BOULARD 1965a, 2001c).

4.8.2 Puits artificiels

Mais le cas le plus extraordinaire devant être mentionné ici, autre fait inattendu de la "Cicado-diversité" et découverte du XXe





Fig. 57: Larve nymphoïde émergeant du liquide contenu dans son terrier, pour aller se nourrir sur l'une des racinules conservées inscrites dans la paroi du terrier.

Fig. 58: La même, photographiée pendant l'une des phases où elle renouvelle la provision d'air piégée dans son tomentum cireux sous-ptérothècal et sous-abdominal.

Fig. 59: L'imago venant de se métamorphoser et restant encore près de sa dépouille larvaire (exuvie).

siècle s'agissant de la biologie des Cigales et des Auchénorhynques, concerne l'adaptation à la vie aquatique des larves de certaines grandes Cigales africaines. *Muansa clypealis* KARSCH – qui, elle aussi, élève des tours (fig. 56) –, les *Ugada limbalis* KARSCH et *U. limbimacula* KARSCH, *Ioba limbaticollis* (STÅL), de la sous-famille des Cicadinés, et quelques autres, telle *Orapa elliotti* (DIST.) de la sous-famille des Tibicininés, ont les larves qui, au dernier stade, baignent littéralement dans un liquide qui occupe, sur une bonne hauteur (entre 5 et 10 cm) le fond de leur terrier vertical ainsi transformé en puits artificiels... Où elles peuvent aisément séjourner sans se noyer grâce à l'épais tomentum cireux sous-ptérothéqual et sous-abdominal n'existant que chez elles. Cet épais tomentum hydrophobe, à la fois, protège les stigmates (orifices respiratoires) et sert de réserve d'air que, de temps en temps et à reculons, ces larves montent renouveler en faisant pointer l'apex de l'abdomen au dessus de la surface du liquide. Mais, plus inattendu encore, ce liquide n'a rien à voir avec la nappe phréatique: il s'agit de l'urine de ces grosses suceuses de sève racinière qui s'accumule ainsi au fond des terriers, ceux-ci étant creusé dans un terrain trop richement colloïdal et quasi imperméable. Fantastique! (cf. BOULARD 1969, 1973a, 1975c, et ici fig. 56 à 59).

5 Conclusion

La biodiversté ne s'exprime pas seulement dans la multiplicité des formes conduisant pour une part fort importante, sinon exclusive, à la spéciation; elle concerne tous les niveaux morpho-anatomiques, fonctionnels et comportementaux du vivant. Les Auchénorhynques Cicadomorphes, particulièrement démonstratifs à ce propos, nous ont permis de citer de nombreux exemples, choisis parmi les plus spectaculaires, les plus inattendus ou qui, encore à nos yeux, restent énigmatiques. Tous fournissent un témoignage éclatant du potentiel apparemment sans limites de la biodiversité, preuve concrète de l'évolution.

6 Zusammenfassung

Insekten sind jene Organismen mit der weitaus größten Biodiversität. Unter ihnen zeigt die Überordnung der Schnabelkerfe (Rhynchota oder Hemiptera) eine besonders bemerkenswerte Vielfalt in Hinblick auf Formen, Farben und Verhaltensmustern. Um den Rahmen dieses Buches nicht zu sprengen, schien es ratsam, sich nur in die Gruppe der Zikaden, Auchenorhyncha oder Cicadariae genannt, zu vertiefen - eine Gruppe, die ausreicht, um die breite Palette der Biodiversität unter verschiedensten Aspekten zu beleuchten. Nach einer kurzen Darstellung der wesentlichsten Aspekte struktureller Vielfalt, die in den verschiedenen Gruppen der Zikaden realisiert sind, gilt das Hauptaugenmerk den Rundkopfzikaden (Cicadomorpha), und hier insbesondere den Singzikaden der Familie Cicadidae. Dies vor allem, da sie die am besten bekannte Gruppe ist, und weil hier viele lehrbuchhafte Beispiele biologischer Mannigfaltigkeit demonstriert werden können; dies sowohl hinsichtlich der Morphologie (Formen und Farben, Anatomie der Genitalarmaturen), als auch der Physiologie (Reproduktionsbiologie) und Ethologie (einfache oder raffinierte Mechanismen der Lauterzeugung, Verhaltensweisen bei Larven und Adulti, die teilweise unerwartet, unvorstellbar oder unerklärlich sind).

7 Références (Auteurs cités autres que descripteurs de taxons)

ADLEY D.J. (1969): Sound production in a brasilian cicada. — Journal of experimental biology **51**: 325-337.

ALEXANDER R.D. & T.E. MOORE (1962): The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, and three new species (Homoptera, Cicadidae, Magicicada). — Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan **121**: 1-59.

AMYOT J.B. & J.G. AUDINET-SERVILLE (1843): Homoptères. Homoptera LATR. — in: Histoire naturelle des Insectes. Hémiptères. De Roret éd., Paris, 1843: 455-588.

AZEVEDO Marques A. de (1928): Cigarrhina nociva a varias especies vegetaes. Biologia do membracideo Aethalion reticulatum (L.). — Boletim Instituto biologico de defesa agricola **6**: 3-27.

BEAMER R.H. (1928): Studies on the biology of Kansas Cicadidae. — Kansas Univ. Sci. Bull. **18**: 155-263.

BEAMER R.H. (1930): Maternal instinct in a Membracid (*Platycolis vittata*) (Homop.). — Ent. News, **41**: 330-331.

BROWN R.L. (1976): Behavioural observations on *Aethalion reticulatum* (Hem., Aethalionidae) and associated ants. — Insectes sociaux **23**(2): 99-107.

BOER A.J. de (1995): The taxonomy, phylogeny and biogeography of the Cicada genus *Gymnotympana* STÅL, 1861 (Homoptera: Tibicinidae). — Invertebr. Taxon. **9**: 1-81.

BOULARD M. (1965a): Note sur la biologie larvaire des Cigales (Hom. Cicadidae). — Annls Soc. ent. Fr. (N.S.) **1** (3): 503-521, 22 fig.

BOULARD M. (1965b): L'appareil génital ectodermique des Cigales femelles. — Annls Soc. ent. Fr. (N.S.) **1** (4): 797-812, 22 fig.

BOULARD M. (1968): Description du mâle et de la larve de *Kallicrates bellicornis* CAPENER (Homoptera - Membracidae). — Cahiers de La Maboké **6**(2): 127-131, 6 fig.

BOULARD M. (1969): L'adaptation à la vie aquatique chez les larves de *Muansa clypealis* (Homoptera Cicadidae). — C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D **268**: 2602-2604, 2 pl. H.T.

BOULARD M. (1971a): *Monocentrus* nouveaux d'Afrique centrale (Homoptera Membracidae). — Annls Soc. ent. Fr. (N.S.) **7**(3): 287-324, 85 fig.

BOULARD M. (1971b): Une tribu nouvelle pour la faune africaine des Homoptères Cicadellidae. — Bull. I.F.A.N. **33**, sér. A (3): 712-717, 11 fig.

BOULARD M. (1971c): Description de trois *Monocentrus* nouveaux capturés à La Maboké. — Cahiers de La Maboké **9**(1): 53-56, 6 fig.

BOULARD M. (1973a): Les Cigales de la République centrafricaine(Systématique et Notes biologiques) I: les espèces forestières. — Cahiers de La Maboké **9**(2), 1971-1972 (1973): 133-162, 88 fig.

BOULARD M. (1973b): Le pronotum des Membracides: Camouflage sélectionné ou Orthogenèse hyperthélique?. — Bull. Mus. natl Hist. nat. Paris,3e sér. **109**, Zool. **83**: 145-156,3 pl., 17 fig.

BOULARD M. (1973c): Un type nouveau d'appareil stridulant chez les Cigales. — C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D **277**: 1487-1489, 1 pl. H.T.

BOULARD M. (1974a): Comportement de ponte de *Cicadetta pygmea* (OLIVIER) et précisions sur la biologie de cette Cigale dans le Sud de la France (Hom. Tibicinidae). — Bull. Soc. ent. Fr. **78**(7-8), 1973 (1974): 243-249, 14 fig.

BOULARD M. (1974b): Sur une Cigale africaine nouvelle présentant une adaptation mélanique très probablement liée aux feux de brousse (Hom. Cicadidae). — Annls Soc. ent. Fr. (N.S.) **10**(2): 381-393, 18 fig.

BOULARD M. (1974c): *Spoerryana llewelyni* n. g., n. sp., une remarquable Cigale d'Afrique orientale (Hom. Cicadoidea). — Annls Soc. ent. Fr. (N.S.) **10**(3): 729-744, 35 fig.

BOULARD M. (1975a): Une nouvelle tribu de Cigales Platypediinae (Hom.). — Doriana **5**(219), 1975: 1-3.

BOULARD M. (1975b): Les Plautillidae, famille nouvelle d'Homoptères Cicadoidea. — Ann. Mus. Civ. Stor. nat., Genova **80**: 313-318, 5 fig.

BOULARD M. (1975c): Les Cigales des savanes centrafricaines. Systématique, notes biologiques et biogéographiques. — Bull. Mus. natl Hist. nat. Paris, 3e sér. **315**, Zool. **222**: 869-928, 88 fig.

BOULARD M. (1976a): Sur une deuxième Cigale africaine dépourvue d'appareil sonore (Homoptera). — Bull. I.F.A.N. **37**, sér. A (3), 1975 (1976): 629-636, 5 fig.

BOULARD M. (1976b): Un type nouveau d'appareil stridulant accessoire pour les Cicadoidea. Révision de la classification supérieure de la superfamille (Hom.). — J. Nat. Hist. **10**(4): 399-407, 7 fig.

BOULARD M. (1977): Existence d'ailes antérieures pliantes chez les Membracides Tragopiens (Homoptères). — C. R. Acad. Sc. Paris **284**(20), Sér. D: 1999-2002, 4 fig.

BOULARD M. (1978a): Description d'une troisième espèce du genre *Plautilla* STÅL (Hom. Cicadoidea, Plautillidae). — Bull. Soc. ent. Fr. **82**(9-10), 1977, (1978): 228-232, 4 fig.

BOULARD M. (1978b): Premier cas de mimétisme ostensible chez les Homoptères Auchénorhynques (Insecta). — C. R. Acad. Sc. Paris **287**(16), Sér. D: 1389-1391,1 fig.

BOULARD M. (1979a): Un usurpateur démasqué: le Membracide-Bison (Homoptera Membracidae). — Bull. Soc. ent. Fr. **83**(7-8), 1978(1979): 171-175.

BOULARD M. (1979b): La cymbalisation coassante de certaines Cigales. — Bull. Soc. Zool. Fr. 1977, supplément **2**(1979): 217-220, 2 fig.

BOULARD M. (1979c): Oxyrhachiens nouveaux du Sahara (Homoptera Membracidae). — Bull. I.F.A.N. **40**, sér. A (2), 1978 (1979): 1428-436, 9 fig.

BOULARD M. (1980a): Un dispositif protecteur secondaire inédit pour le système acoustique chez quatre Cigales malgaches (Hom. Cicadoidea). — Bull. Soc. ent. Fr. **85**(1-2): 44-53, 10 fig.

BOULARD M. (1980b): Mission entomologique en Guyane et au Brésil, Huitième note: Membracides du genre Heteronotus. — Revue fr. Ent. (N.S.) **2**(2): 53-68, 55 fig.

BOULARD M. (1982): Une nouvelle Cigale néotropicale, halophile et crépusculaire (Hom. Cicadoidea). — Revue fr. Ent. (N.S.) **4**(3): 108-112, 7 fig.

BOULARD M. (1983a): Aucheno(r)rhyncha: one r or two?. — Tymbal **1**: 3.

BOULARD M. (1983b): Sur deux *Anchistrotus* et la mutilation naturelle du pronotum chez les Membracides de ce genre (Homoptera). — Bull. Soc. ent. Fr. **88**(3-4): 274-283,17 fig.

BOULARD M. (1985): Apparence et Mimétisme chez les Cigales. — Bull. Soc. ent. Fr. **90**(1-2), 1985: 1016-1051, 54 fig., 2 pl. H.T. couleurs.

BOULARD M. (1986a): Membracides, les extravagants de la nature. — Sciences & Avenir n°**468**: 44-55, 12 fig.

BOULARD M. (1986b): Cigales de la forêt de Taï (Côte d'Ivoire) et complément à la faune cicadéenne afrotropicale (Homoptera, Cicadoidea). — Revue Fr. Ent. **7**(5), 1985(1986): 223-239, 43 fig., 1 tabl.

BOULARD M. (1986c): Une singulière évolution morphologique: celle d'un système stridulant sur les genitalia des mâles de *Carineta*. Description de cinq espèces nouvelles pour ce genre de Cigales (Homoptera Tibicinidae). — Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.) **22**(2): 191-204, 31 fig.

BOULARD M. (1988a): Taxonomie et Nomenclature supérieures des Cicadoidea. Histoire, problèmes et solutions. — E.P.H.E., Biol. & Evol. Ins., Paris **1**, 1988: 1-90, 2 pl., 195 réf.

BOULARD M. (1988b): Les Lyristes d'Asie Mineure (Hom. Cicadidae). I.- Sur deux formes éthospécifiques syntopiques et description de deux espèces nouvelles. — L'Entomologiste **44**(3): 153-167, 23 fig., 1 pl. H.T.

BOULARD M. (1990): Contribution à l'Entomologie générale et appliquée. 2: Cicadaires (Homoptères Auchénorhynques), 1ère partie: Cicadoidea. — EPHE, Trvx Lab. Biol. Evol. Ins. **3**, Janvier 1990: 55-245, Pl. 5-26 et 41 fig. dans le texte.

BOULARD M. (1991): L'urine des Homoptères, un matériau utilisé ou recyclé de façons étonnantes Première partie.-Insectes **80**(1): 1-4, 4 fig.(dont 1 en couleurs). Seconde partie. — Insectes **81**(2): 7-8, 4 fig.

BOULARD M. (1993): Bafutalna mirei, nouveau genre, nouvelle espèce de Cigale acymbalique (Homoptera, Cicadoidea, Tibicinidae). — EPHE, Biol. Evol. Insectes **6**: 87-92, 1pl.

BOULARD M. (1994): Sur deux nouvelles *Zouga* DISTANT, 1906, originaires du Maroc et l'étonnante membranisation sous-abdominale des mâles. — Bull. Soc. ent. Suisse **67**: 457-467, 20 fig.

BOULARD M. (1995a): Postures de cymbalisation et cartes d'identité et d'éthologie acoustiques des Cigales. 1.- Généralités et espèces méditerranéennes. — EPHE, Biol. Evol. Insectes **7-8** (1994/1995): 1-72, 21 fig.

BOULARD M. (1995b): Raiateana oulietea, l'étonnante et énigmatique Cigale de la Polynésie française (Homoptera Cicadoidea Cicadidae). — EPHE, Biol. Evol. Insectes **7-8**(1994/1995): 161-178, 12 fig.

BOULARD M. (1996a): Les Métamorphoses animales. — Dans: TORT P., Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution, P.U.F., janvier 1996: 2872-2912.

BOULARD M. (1996b): Le Mimétisme. — Dans: TORT P., Dictionnaire du darwinisme et de l'évolution, P.U.F., janvier 1996: 2961-2986.

BOULARD M. (1996c): Vies et Mémoires de Cigales. Provence, Languedoc, Méditerranée, 2ème édition revue et augmentée. — Barbentane, Éditions de l'Équinoxe, 160pp., 336 fig. et un disque compact:«Chants de Cigales méditerranéennes» (17min.) [en collaboration avec B. Mondon pour la partie «Cigales et Symboles»].

BOULARD M. (1996d): Sur une Cigale wallisienne, crépusculaire et ombrophile (Homoptera, Cicadoidea, Tibicinidae). — Bull. Soc. ent. Fr. **101**(2): 151-158, 13 fig.

BOULARD M. (1996e): Postures de cymbalisation, cymbalisations et cartes d'identité acoustique des Cigales. 2.- Espèces forestières afro- et néotropicales (Cicadoidea, Cicadidae et Tibicinidae). — EPHE, Biol. Evol. Insectes **9**(1996): 113-158, 1 Pl. et 43 CIA.

BOULARD M. (1998): Abécédaire illustré du mimétisme. — EPHE, Biol. Evol. Insectes **10**(1997) (1998): 3-112, 13 Pl.

BOULARD M. (1999a): Postures de cymbalisation, cymbalisations et cartes d'identité acoustique des Cigales. 3.- Espèces tropicales des savanes et milieux ouverts. — EPHE, Biologie et Evolution des Insectes **11/12**, 1998/1999: 77-116, 2 fig., 3Pl. et 48 C.I.A.

BOULARD M. (1999b): Contributions à l'Entomologie générale et appliquée. 2. Cicadaires (Rhynchota Auchenorhyncha). 2me Partie: Membracoidea. 1. Notes et documents. — EPHE, Biologie et Evolution des Insectes **11/12**, 1998/1999: 141-182, 6 fig., 9 Pl.

BOULARD M. (2000): Cymbalisation d'appel et cymbalisation de cour chez quatre Cigales thaïlandaises. — EPHE, Biologie et Evolution des Insectes **13**: 49-59, 8 fig., dont 5 CIA.

BOULARD M. (2001a): Statut acoustique et comportement sonore de quelques Cigales thaïlandaises. Description d'une espèce nouvelle (Homoptera, Auchenorhyncha, Cicadidae).-Bulletin de la Société entomologique de France **106**(2): 127-147,18 fig.+ 2 pl. en couleurs.

BOULARD M. (2001b): Cartes d'Identité Acoustique et éthologie sonore de cinq espèces de Cigales thaïlandaises, dont deux sont nouvelles (Rhynchota, Auchenorhyncha, Cicadidae). — EPHE, Biologie et Evolution des Insectes **14**, 2001: 49-71, 8 Pl.

BOULARD M. (2001c): Éthologies sonore et larvaire de *Pomponia pendleburyi* n. sp. (précédé d'un historique taxonomique concernant les grandes Pomponia)(Cicadidae, Cicadinae, Pomponiini). — EPHE, Biologie et Evolution des Insectes **14**, 2001: 80-107, 12 Pl.

BOULARD M. sous presse: Mimétisme, aspects biologiques du paraître. — Nathan ed., Paris.

BOULARD M. & BOULARD J. (1979): Un organe énigmatique chez les femelles de *Locris* (Homoptera Cercopidae). — Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.) **15**(3): 513-523, 17 fig.

CAMPBELL B., CHAMPBELL J.D.S., SORENSEN J.T., GILL R.J. et al. (1995): Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences. — Systematic Entomology **20**: 175-194.

CAPENER A.L. (1962): The taxonomy of the African Membracidae. Part I. The Oxyrhachinae. — Dep. Agr. Techn. Serv. (South Africa), Entomology Memoir N° **6**: 1-164.

CAPENER A.L. (1972): New genera and species of African Membracidae (Hemiptera-Homoptera). — Dep. Agr. Techn. Serv. (South Africa), Entomology Memoir N° **24**: 1-52.

CLARIDGE M.F., MORGAN J.C. & M.S. MOULDS (1999): Substrate-transmitted acoustic signals of the primitive cicada *Tettigarcta crinata* DISTANT (Hemiptera Cicadoidea Tettigarctidae). — Journal of natural history **33**:1831-1834.

CLARIDGE M.F., WILSON M.R. & J.S. SINGHRAO (1979): The songs and calling sites of two Eupopean Cicadas. — Ecol. Entom. (1979) **4**: 225-229, 7 fig.

COLTHURST Ida (1931): The biology of *Darthula hardwicki*. — J. Darjeeling Nat. Hist. Soc. **6**: 70.

DAVIS W.T (1943): Two way of song communication among our North American cicadas. — N. Y. Ent. Soc. J. **51**: 185-190.

DEITZ L.L. & C.H. DIETRICH (1993): Superfamily Membracoidea (Homoptera Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa. — Systematic Entomology, **18**: 287-296.

DISTANT W.L. (1889): Monograph of Oriental Cicadidae, Part **1** & **2**: 1-48.

DISTANT W.L. (1892): A monograph of Oriental Cicadidae. Part **5-7**: i-xiv, 97-158, pl. X-XV.

DOLAN J.M. & D. YOUNG (1989): Relative importance of song parameters during flight phonotaxis and courtship in the bladder cicada *Cystosoma saundersii*. — Journal of experimental biology **141**: 113-131.

DOYÈRE L. (1837): Observations anatomiques sur les organes de la génération chez les Cigales. — Annls. Sci. Nat. Zool. (2)**7**: 200-206.

DUGDALE J. & C.A. FLEMMING (1969): Two New Zealand cicadas collected on Cook's Endeavour voyage, with description of a new genus. — N. Z. Jl. Sci.**12**(4): 929-957.

DUFFELS J.P. (1983): Taxonomy, Phylogeny and biogeography of the Genus *Cosmopsaltria*, with Remarks on the Historic Biogeography of the Subtribe Cosmopsaltiaria (Homoptera: Cicadidae). — Pacific Insects, Monograph **39**: 127pp.

DUFFELS J.P. (1988): The Cicadas of the Fiji, Samoa and Tonga Islands, their Taxonomy and Biogeography (Homoptera, Cicadoidea), with a chapter on the geological history of the area by A. Ewart. — Entomonograph **10** (editor: Leif LYNEBORG 1988: 108pp.

DUFFELS J.P. & P.A. VAN DER LAAN (1985): *Catalogue of* the Cicadoidea (Homoptera, Auchenorhyncha) 1956-1980. — Junk Publ./S.E. **84**, Dordrecht: i-xiv, 1-414.

DUMÉRIL A.M.C. (1860): Entomologie analytique. Quarante-deuxième famille: Auchénorhynques ou Collirostres. — Mém. Acad. Sci. **31**(2): 1044-1061.

DURIN B. (1980): Käfer und andere Kerbtiere. 34 Zeichnungen von Bernard Durin, mit einer Auswahl literarischer Texte, eingeleitet und zusammengestellt von Paul Armand Gette, Entomologische Erläuterungen von Gerhard Scherer. — München: Shirmer-Mosel, 1980: 107pp.

EVANS J.W.1941): The morphology of *Tettigarcta tomentosa* WHITE (Homoptera, Cicadidae). — Pap. Proc. R. Tasm. **1940**(1941): 35-49.

EVANS J.W. (1948): Some observations on the clasification of the Membracide and on the ancestry, phylogeny and distribution of the Jassoidea. — Trans. R. Ent. Soc. London **99**(15): 497-515.

EVANS J.W. (1946): A natural classification of leafhoppers (Homoptera, Jassoidea). Part 2 Aetalionidae, Hylicidae, Eurymelidae. — Trans. R. Ent. Soc. London **97**(2): 39-54.

EWART A. (2001): Emergence petterns and densities of cicadas (Hemiptera: Cicadidae) near Caloundra, South-East Queesland. — Australian Entomologist **28**(3): 69-84.

FABRE J.H. (1897): La Cigale. — in: Souvenirs entomologiques **5**: 215-286.

FONSECA P.J. (1991): Characteristics of the acoustic signals in nine species of cicadas (Homoptera, Cicadidae). — Bioacoustics **3**:173-182.

FONSECA P.J. & H.C. BENNET-CLARCK (1998): Asymmetry of tymbal action and structure in a cicada: a possible rôle in the production of complex songs. — Journal of experimental biology **201**:717-730.

FUNKHOUSER W.D. (1951): Homoptera Fam. Membracidae. — Genera Insectorum **208**: 1-383.

GINZBERGER A. (1934): Die Bauten der Larve der Singzikade *Fidicina chlorogena* WLK. — Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien **143**: 91-94, 1 pl.

GOGALA M. & T. TRILAR (1999): The song structure of *Cicadetta montana macedonica* SCHEDL with remarks of related singing cicadas (Hemiptera: Auchenorhyncha: Cicadomorpha: Tibicinidae). — Reichenbachia, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden **33**(11): 91-97.

HAVILAND-BRINDLEY Maud D. (1925): The Membracidae of Kartabo Bartica District, British Guiana with descriptions of new species and bionomical notes. — Zoologica [N.Y.] **6**: 229-290.

HAYASHI M. (1979): On the little know philippine cicadas of the genus *Psithyristria* (Homoptera Cicadidae). — Bull. natn. Sci. Mus. Tokyo, Ser. A (Zool.) **5**(1): 7-19.

HORVÁTH G. (1913): Etude morphologique sur la construction de l'élytre des Cicadidae. — Trans. Int. Congr. Ent. (Oxford, 1912) **2**: 422-433, fig. 7-8.

IMNOF O.E. (1933): Ailes des Cicadides. Type de la majorité. — C. R. 5e Congr. int. Ent., Paris (1932) **2**: 303-308.

JACOBI A. (1907): Ein Schrillapparat bei Singcicaden. — Zool. Anz. **32**: 67-71, 3 fig.

JONG M.R. de (1982): The Australian species of the genus *Lembeja* DISTANT, 1892 (Homoptera, Tibicinidae). — Bijdragen tot de Dierkunde **52**(2): 175-185.

KATO M. (1932): Monograph of Cicadidae: 1-450 [en japonais, intitulés en anglais].

KATO M. (1954): On the classification of Cicadoidea. — Kontyû **21**: 97-99 [en japonais, intitulés en anglais].

KATO M. (1956): The Biology of Cicadas. — Iwasaki Shoten publ., Tokyo: 1-3 [en japonais, intitulés en anglais].

KNAUSS W., voir DAVIS (1943).

KUMADA C.G. (1988/9): Kumada Chikabo's Little World. — SOIKU ed., Tokyo[4 fascicules d'aquarelles, 184pp., texte japonais, ISBN4-88229-106-1C8740].

KUMADA C.G. (1996): Chikabo G. KUMADA «Petit Fabre», The characters in Fabre'Book of Insects. — Ikkei Hattori ed., Kaikousha publ., 1996: 108pp.

LATREILLE P.A. (1802): Famille troisième. Cicadaires; Cicadariae. In: Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes... Familles naturelles des genres. — Dufart, Paris **3**: 256-263.

LOYE Jenella E. (1992): Ecological diversity and host plant relationships of Treehoppers in a lowland tropical rainforest (Homoptera: Membracidae and Nicomiidae). — dans: QUINTERO D. & Annette AIELLO, Insects of Panama and MesoAmerica. Selected Studies: 280-289.

MARLAT C.L. (1907): The periodical Cicada. — U.S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Bulletin n° **71**: 181pp.

MARSHALL D.C. & J.R. COOLEY (2000): Reproductive character displacement and speciation in periodical cicadas, with description of a new species, 13-year *Magicicada neotredecim*. — Evolution **54**(4):1313-1325.

MERIAN Maria S. de (1705): Verwandlung der Surinamischen Insekten / La métamorphose de insectes du Surinam. — Leipzig 1705: 164pp.

MERIAN Maria S. de (1771): Histoire générale des Insectes de Surinam et de toute l'Europe. Troisième édition revue et augmentée par P.J. Buchoz. — Desnos, Paris: 48-71.

METCALF Z.P. (1951): Phylogeny of the Homoptera Auchenorhyncha. — Commentat. Biol. **12**(1): 1-14.

METCALF Z.P. (1963): Cicadoidea. — General Catalogue of the Homoptera 8 (1). vii + 919pp.

METCALF Z.P. (1963): Cicadoidea. — General Catalogue of the Homoptera 8 (2): vi + 492pp.

MICHEL K. (1975): Das Tympanalorgan von *Cicada orni* L.(Cicadina Homoptera). Eine licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung. — Zoomorphologie **82**: 63-78.

MONSARRAT Annie (1971): Bionomie de la Cigale *Yanga guttulata* SIGN. en champ de canne à sucre à Madagascar. — Thèse Faculté des Sciences de l'Université de Paris, 8.XI.1971, fasc. **I** (texte): 1-79; fasc.II (illustrations): 42 fig.

MOULDS M.S. (1975): The song of the cicada *Lembeja brunneosa* (Homoptera: Cicadidae) with notes on the behaviour and distribution of the species. — J. Austr. ent. Soc. **14**(3): 251-254.

MOULDS M.S. (1990): Australian Cicadas. — Kensington NSW Univ. Press, 217pp. 1990.

MOULDS M.S. (2001): A review of the tribe Thophini DISTANT (Hemiptera: Cicadoidea: Cicadidae) with the description of a new species of *Thopha* AMYOT & SERVILLE. — Insect Systematic & Evolution **32**(2): 195-203, 16 fig.

MYERS J.G. (1929): Insect Singers. A Natural History of the Cicadas. Routledge, London: xix + 304pp.

LATREILLE P.A. (1802): Famille troisième. Cicadaires; Cicadariae. — in: Histoire naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes... Familles naturelles des genres.- Dufart, Paris **3**: 256-263.

OSBORN H.F. (1929): The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota, and Nebraska. — Washington, US Government printing Office, 2 vol.

PASTEUR G. (1995): Biologie et mimétisme. De la molécule à l'homme, Paris: Nathan, Coll. Science et Nature, 159pp.

PESSON P. (1955): Sécrétion d'une mucoprotéine par les tubes de Malpighi des larves de Cercopides. Son rôle dans la formation de l'abri spumeux. — Boll. Labo. Zool. Generale e Agraria Felippo Silvestri, Portici **33**: 341-349, 1 fig.

PILLET J.-M. (1993): Inventaire, écologie et répartition des cigales du Valais (Suisse). (Homoptera, Cicadoidea). — Bull. Murithienne **111**: 95-113.

POPOV A.V. (1981): Sound production and earing in the cicada, *Cicadetta sinuatipennis* OSH. (Homoptera Cicadidae). — Journal of comparative physiology A **142**:271-280.

PRINGLE J.W.S. (1957): The structure of the organs of Sound-production in Cicadas. — Proc. Linn. Soc. Lond. **167**(2): 144-159, 12 fig.

PUISSANT S. & M. BOULARD (2000): *Cicadetta cerdaniensis*, espèce jumelle de *Cicadetta montana* décryptée par l'acoustique. — Ecole Pratique des Hautes Etudes, Biologie et Évolution des Insectes **13**: 111-117.

RÉAUMUR R.-A.F. de 1740): Quatrième Mémoire. Sur les Cigales; et sur quelques mouches de genres approchant du leur. — Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes **5**: 145-206.

RIBAUT H. (1936): Homoptères Auchénorhynques. I (Typhlocybidae). — Faune de France **31**: 231pp.

RILEY C.V. (1885): The periodical cicada. An account of Cicada septendecim and its tredecim race, with a chronology of all broods known. — U.S. Department of Agriculture. Division of Entomology, Bulletin **8**: 1-46.

RÖSEL von ROSENHOF A.J. (1746/1761): Monatlich-herausgegebene Insecten-Belustigung. — C.F.C. Kleemann ed., Nürnberg.

SIMON C. (1983): Morphological differentiation in wing venation between among broods of 13-year and 17-year periodical cicadas. — Evolution **37**: 104-115.

SIMÕES P.C. et al. (2000): Differences in the male calling songs of two sibling species of *Cicada* (Hemiptera: Cicadoidea) in Greece. — European Journal of Entomology **97**:437-440.

SCHEDL W. (1973): Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie der Singzikaden (Homoptera: Auchenorhyncha, Cicadidae) der Ostalpen und ihrer benachbarten Gebiete. — Ber. Nat.-med. Innsbruck **60**: 79-94.

SCHEDL W. (1985): Zur Verbreitung, Biologie und Ökologie der Singzikaden von Istrien und angrenzenden Küstenland (Homoptera: Cicadidae und Tibicinidae). — Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol. Georg. Tiere **113**: 1-27.

STÅL C. (1870): Hemiptera insularum Philippinarum. Bidrag till Philippinska öarnes Hemipter-fauna. — Öfversigt af Svenska Vetensk. Akad. Förhandl. **27**: 607-776, pl. 7-9.

STRÜMPEL H. (1972): Beitrage zur Phylogenie der Membracidae Rafinesque. — Zool. Jb. Syst. **99**: 313-407.

SORENSEN J.T, Campbell B.C., GILL R.J. & J.D. STEFFEN-CAMPBELL (1995): Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera"), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications within pre-heteropterodea Hemiptera (s.l.) and a proposal for new monophyletic suborders. — Pan-Pacific Entomologist **71**(1): 31-60.

SUEUR J. (2001): Audiospectographical analysis of cicada sound production: a catalogue (Hemipera, Cicadidae). — Mitt. Mus. Natkd. Berl., Dtsch. Entomol. Z. **48**(1):33-51.

SUEUR J. (2002): Cicada acoustic communication: potential sound partitioning in a multispecies community from (Hemiptera: Cicadaomorpha: Cicadidae*)*. — Biological Journal of the Linnean Society **75**, sous presse.

TERRADAS I. (1999): Les Cigales et le rythme des jours La symbolique cicadéenne des îles Andaman (Inde) (avec une comparaison centrée sur celle des Pays méditerranéens). — EPHE, Biol. Evol. Insectes **11/12**, 1998/1999: 19-54, 1 Pl.

VARLEY G.C. (1939): *Unusual methods of stridulation* in a cicada (*Clidophleps distanti* (VAN D.)) and a grasshopper (*Oedaleonotus fuscipes* SCUD.) in California. — Proc. R. Ent. Soc. London (A) (**7-8**): 97-100.

VILLET M. (1988): Cauling songs of some South African cicadas (Homoptera: Cicadidae). — South African Journal of Zoology **23**(2):71-77.

VILLET M. (1999): The cicada genus *Nyara* n. gen. (Homoptera Cicadidae): systematics, behaviour and conservation status. — Tropical Zoology **12**: 157-163.

VOGEL R. (1923): Über ein tympanales Sinnesorgan, das mutmaßliche Hörorgan der Singzikaden. — Zeits. Ges. Anat. **67**: 190-231, 13 fig.

WOOD T.K. (1993): Diversity in the new world Membracidae. — Annual review of Entomology **38**: 409-435.

YOUNG D. (1978): The cauling song of the Bladder cicada, *Cystosoma saundersii*: a computer analysis. — Journal of experimental Biology **88**: 407-411.

Adresse de l'auteur:

Prof. Michel BOULARD
Ecole Pratique des Hautes Etudes et Muséum National d'Histoire Naturelle,
45, rue Buffon, F-75005 Paris
mboulard@cicada.fr ET mbkcicada 01@yahoo.fr